

DIANA LUCIA GRISALES OCHOA

EVOLUÇÃO FILOGENÉTICA E BIOGEOGRÁFICA DE FANNIIDAE (INSECTA, DIPTERA), COM ÊNFASE NAS
LINHAGENS DO COMPONENTE NOROESTE NEOTROPICAL

Tese apresentada à Coordenação do curso de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia,
da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial
para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Claudio José Barros de Carvalho

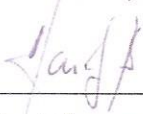
Curitiba

2014

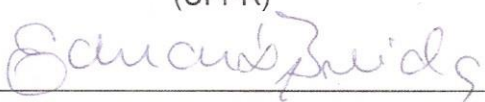
DIANA LUCIA GRISALES OCHOA

“EVOLUÇÃO FILOGENÉTICA E BIOGEOGRÁFICA DE FANNIIDAE
(INSECTA, DIPTERA), COM ÊNFASE NAS LINHAGENS DO COMPONENTE
NOROESTE NEOTROPICAL”

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em
Ciências, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de
Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela
Comissão formada pelos professores:



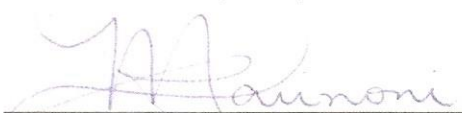
Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho (Orientador)
(UFPR)



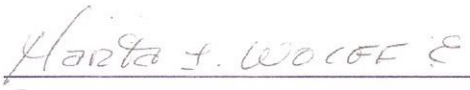
Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida
(USP)



Profa. Dra. Márcia Souto Couri
(UFRJ)



Profa. Dra. Luciane Marinoni
(UFPR)



Profa. Dra. Martha Isabel Wolff Echeverri
(Universidade de Antioquia-Colômbia)

Curitiba, 25 de abril de 2014.

Dedico este trabalho aos meus pais, Amparo Ochoa e
Alberto Pérez, por toda a confiança, amor e incentivo
que sempre estão dispostos a dar

AGRADECIMENTOS

Ao programa de Convênio de Pós-graduação PEC-PG do CNPq-CAPEs IEL pelo auxílio financeiro que possibilitou a estada no Brasil e o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Universidade Federal do Paraná, aos coordenadores, professores e funcionários pela oportunidade de fazer parte do programa desde o mestrado e por fazer da estada no Brasil um momento de crescimento acadêmico e espiritual inesquecível.

Gostaria de agradecer enormemente ao professor Claudio José Barros de Carvalho, pela orientação, apoio, incentivos, confiança e principalmente pelos ensinamentos e amizade nesses seis anos no laboratório. São muitas as coisas que aprendi vindo para o Brasil e uma delas é o entusiasmo com que deve ser passado o conhecimento aos estudantes, fato que o professor Claudio conhece e aplica muito bem. Levarei e passarei estes ensinamentos aos meus futuros estudantes.

Ao meu querido Oscar pelo apoio, carinho, incentivo, amizade, companhia, generosidade, cuidado...enfim por todas as coisas boas.

Aos meus queridos amigos (em ordem alfabética, todos são igualmente importantes!) Aline, Camila, Claudivã, Danilo, Ellie, Gabrielzinho, Leandro, Lica, Mário e Tatiana, pela amizade, as festinhas, as risadas, as discussões acadêmicas e discussões menos sérias, pelo companheirismo e por ter-me acolhido tão bem todos estes anos no Brasil.

Aos amigos do Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia de Diptera pelas discussões no Chá das 5 e porque de uma forma contribuíram no desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos do Laboratorio de Entomologia da Universidad de Antioquia pela amizade, apoio, confiança e pelas coletas e empréstimos dos belos e maravilhosos Fanniidae Andinos.

Aos curadores e demais pesquisadores responsáveis pelas coleções e museus que emprestaram o material para o desenvolvimento deste trabalho.

Finalmente, agradeço muito aos professores da banca examinadora por terem aceitado o convite de avaliar esta tese, pelas sugestões e críticas que farão deste um melhor trabalho.

RESUMO GERAL

Fanniidae é um grupo de dípteros caliptrados encontrados em todas as regiões biogeográficas. Atualmente são conhecidos quatro gêneros, *Australofannia* Pont, *Euryomma* Stein, *Fannia* Robineau-Desvoidy e *Piezura* Rondani. Na região Neotropical são encontrados unicamente *Euryomma* (19 espécies) e *Fannia* (89 espécies). As únicas hipóteses filogenéticas e biogeográficas propostas para Fanniidae da região Neotropical foram realizadas com uma filogenia inferida através de dados morfológicos de espécies de *Fannia*, principalmente austrais. Tendo em conta a grande diversidade de espécies de Fanniidae nesta região e principalmente no componente noroeste (América Central + noroeste da América do Sul), são necessários estudos filogenéticos e biogeográficos detalhados que iluminem o entendimento sobre o relacionamento entre os gêneros e espécies da família e sobre a história evolutiva do grupo nas Américas. O presente trabalho teve como objetivos inferir o relacionamento filogenético entre os gêneros de Fanniidae e entre as espécies do componente noroeste da região Neotropical a partir de uma hipótese filogenética com o uso de dados morfológicos e moleculares e propor uma hipótese biogeográfica de diversificação das linhagens deste componente. Para abordagem morfológica foi construída uma matriz de 131 caracteres com 57 terminais internos e 2 externos (Muscidae). Dentre esse material encontram-se 13 espécies novas (Costa Rica, Colômbia e Equador). Esta matriz foi analisada usando o critério de máxima parcimônia com pesagem implícita no programa TNT. Para abordagem molecular foi construída uma matriz de dados de 17 espécies, incluídas na matriz morfológica, com o gene mitocondrial Citocromo Oxidase 1 (CO1) e o gene ribossomal (28S). Esta matriz foi analisada mediante os critérios de máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Para abordagem combinada, foi construída uma matriz com os dados morfológicos mais os dados moleculares e analisada sob critério de inferência bayesiana. Para as análises biogeográficas foram realizadas análises filogenéticas e estimativa do tempo de divergência usando a abordagem bayesiana e reconstrução de eventos de dispersão e vicariância pelo S-DIVA. Os relacionamentos filogenéticos e a estimativa do tempo de divergência foram inferidos através do modelo de relógio relaxado não correlacionado lognormal. A análise dos dados corrobora a monofilia de Fanniidae e de *Piezura*. *Euryomma* foi analisado pela primeira vez e foi corroborada sua monofilia. Contudo, o clado (*Euryomma* sp nov. 1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) foi recuperado como grupo-irmão das demais espécies de *Euryomma* o que poderia ser considerado como uma linhagem independente, mas é necessária a inclusão de mais material para corroborar esta possível independência. *Fannia* foi recuperado como parafilético devido a separação do grupo *canicularis* das demais linhagens de Fanniidae. Este resultado contradiz a única análise filogenética para a família, mas corrobora uma anterior hipótese de parafilia proposta. Os grupos *benjamini* e *heydenii* de *Fannia* são monofiléticos e o grupo *obscurinervis* parafilético. Propõe-se a abolição do uso da classificação em grupos devido à parafilia de vários deles e a impossibilidade de inclusão de muitas espécies da região Neotropical nesses grupos. Os relacionamentos intragenéricos na análise combinada não ficaram completamente resolvidos. Isto devido à provável rápida evolução das linhagens do componente noroeste Neotropical, que dificulta traçar a história do grupo e os relacionamentos filogenéticos, tanto com caracteres morfológicos quanto moleculares. A reconstrução da história biogeográfica das linhagens do componente noroeste indica que a distribuição ancestral foi a América Central e o norte dos Andes. As espécies ancestrais de Fanniidae ocuparam o noroeste da América do Sul ao redor de 41–18 Ma., entre o Eoceno Médio e o Mioceno inferior, e a partir dali houve diversas expansões e eventos vicariantes que deram origem à diversificação de linhagens recentes andinas (norte dos Andes e dos Andes Centrais), e as linhagens de terras baixas como o Chocó, a Amazônia, o Escudo da Guiana, o Chaco e o Sudeste da América do Sul. Os eventos biogeográficos que deram origem à distribuição das linhagens de Fanniidae nesta área são corroborados com dados de eventos geológicos como a conexão GAARlandia, o modelo de formação do Istmo de Panamá, incursões marinhas

(Norte e Oeste), a elevação das Cordilheiras Central e Oriental (norte dos Andes) e o fechamento do Istmo do Panamá. Os resultados obtidos e discutidos no presente trabalho fornecem dados importantes que servirão como base para promover uma classificação mais estável para Fanniidae e como base para estudos biogeográficos que busquem iluminar a história de diversificação de outros grupos no componente noroeste da região Neotropical.

Palavras-chave: *Fannia*, *Euryomma*, distribuição ancestral, hipótese filogenética, *Piezura*, região Neotropical, estimacão do tempo de divergência.

GENERAL ABSTRACT

Fanniidae is a group of calyptate flies found in all biogeographical regions. Currently four genera are known, *Australofannia* Pont, *Euryomma* Robineau-Desvoidy, *Fannia* Stein and *Piezura* Rondani. In the Neotropics are found exclusively *Euryomma* (19 species) and *Fannia* (89 species). The only phylogenetic and biogeographic hypothesis proposed for Neotropical Fanniidae were performed with a phylogeny inferred from morphological data of species of *Fannia*, mainly from southern. Taking into account the great diversity of species of Fanniidae in this region and especially in the Northwest component (Central America + Northwest of South America), phylogenetic and biogeographic studies are required to understand the relationship between the genera and species of the family and the evolutionary history of the group in the Americas. The present work aimed to infer the phylogenetic relationships among the genera of Fanniidae and between species of the Neotropical Northwest component from a phylogenetic hypothesis using morphological and molecular data and propose a hypothesis of biogeographical diversification of lineages of this component. For morphological approach was built a matrix of 131 characters with 57 internal and 2 external terminals (Muscidae). Among this material are 13 new species (Costa Rica, Colombia and Ecuador). This matrix was analyzed using maximum parsimony criterion with implicit weighing on TNT. For molecular approach was built a matrix of data from 17 species, included in the morphological matrix, with the mitochondrial gene cytochrome Oxidase 1 (CO1) and ribosomal gene (28S). This matrix was analyzed by the criteria of maximum likelihood and bayesian inference. For combined approach was built a matrix with the morphological data more molecular data and analyzed under criterion of bayesian inference. For biogeographical analyses, phylogenetic and divergence times estimation analyses were conducted using Bayesian approaches. A reconstruction of dispersion and vicariance events was conducted through S-DIVA. Data analysis supports the monophyly of Fanniidae and *Piezura*. *Euryomma* was analyzed for the first time and was recovered their monophyly. However, the clade (*Euryomma* sp. nov. 1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) was recovered as a sister group of the other *Euryomma* what could be regarded as an independent lineage, but required the inclusion of more material to corroborate this possible independence. *Fannia* was recovered as paraphyletic due to separation of the *canicularis* group from the other Fanniidae. This result contradicted the only phylogenetic analysis to Fanniidae, but corroborates an earlier hypothesis of paraphyly proposed by Chillcott (1961). *Benjamini* and *heydenii* groups are monophyletic and *obscurinervis* group is paraphyletic. It is proposed to abolish the use of classification in groups due to the paraphyly of several of them and the impossibility of including many species of the Neotropical region in these groups. Intrageneric relationships in the combined analysis were not completely resolved. This may be due to likely rapid evolution of lineages of the Northwestern Neotropical component, making it difficult to trace the phylogenetic relationships and the evolutionary history of the group, both with morphological characters as molecules. The reconstruction of the biogeographical history of the Northwest component lineages indicates that ancestral distribution was in Central America and North of the Andes. The ancestral species of Fanniidae occupied northwestern South America around 41-18 Ma., between Middle Eocene and Early Miocene. Subsequently, several expansions and vicariance events enabled the diversification of recent Andean lineages (North of the Andes and the Central Andes) as well as lineages from lowland areas like Chocó, the Amazon, the Guyana Shield, the Chaco and southeastern South America. The events related to the biogeographical evolution of the Fanniidae lineages in this area are supported by data from geological events as the GAARlandia connection, the model of the isthmus of Panama formation, marine incursions (North and West), the elevation of the Central and Eastern Ranges (North of the Andes) and the closure of the isthmus of Panama.

Keywords: ancestral distribution, divergence time estimation, *Euryomma*, *Fannia*, Neotropical região, phylogenetic hypothesis, *Piezura*.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I. Análise cladística de Fanniidae (Insecta, Diptera), com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical

Figura 1: Hipótese de divergência entre gêneros de Fanniidae e grupos de espécies de *Fannia* da região Neártica proposta por Chillcott (1961). A: Matriz para o cálculo do índice de divergência. B: Diagrama interpretando o índice de divergência. Retângulos negritos indicando o primeiro grupo de espécies a divergir e a parafilia de *Fannia*. 7

Figura 2. Base do cladograma da análise filogenética de Fanniidae realizada por Domínguez & Roig-Juñent (2008), incluindo as espécies de *Australofannia*, *Euryomma* e *Piezura* (retângulo negrito). Valores de suporte embaixo de cada clado. A: parafilia do “grupo *canicularis*” 8

Figura 3. Base lógica dos caracteres morfológicos (retirado de Sereno, 2009). a) Duas partes estruturais de uma definição (declaração) de caráter completa (caráter, estado); b) Caráter neomórfico; c) Caráter transformacional. Abreviações: C, caráter; CS, definição do caráter; L₁, localizador primário; L₂, localizador secundário; q, qualificador da variável; S, estado; V, variável; v_{0,1}, estado do caráter..... 16

Figura 4. Desenhos esquemáticos das estruturas da cabeça em Fanniidae. A. Cabeça de *Euryomma*, vista frontal; B. Cabeça de *Fannia*, vista frontal; C. Cabeça de *Piezura*, vista lateral (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); D. Cabeça de *Euryomma* sp. nov.1, vista lateral; E. Cabeça de *Fannia*, vista lateral (adaptado de Chillcott, 1961); F. Cabeça de *Fannia*, vista lateral (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997)..... 33

Figura 5. Desenhos esquemáticos das estruturas do tórax de Fanniidae em vista dorsal. A. *Fannia penicillaris* (adaptado de Wendt & Carvalho, 2009); B. *Fannia canicularis* (adaptado de Wendt & Carvalho, 2009); Cerdas torácicas (adaptado de Borror & White, 1970). 34

Figura 6. Desenhos esquemáticos das estruturas do tórax e a asa de Fanniidae. A. Tórax, vista lateral (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); B. Asa de *Euryomma*; C. Asa de *Euryomma* sp. nov. 1; D. Asa de Muscidae (adaptado de Borror & White, 1970); E. Asa de *Fannia* (adaptado de Borror & White, 1970)..... 35

Figura 7. Desenhos esquemáticos das estruturas das pernas de Fanniidae. A. *Fannia*, tarso anterior, tarsômeros achatados; B. *Fannia*, tíbia média, vista anterior (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); C. *Fannia*, perna média, vista anterior (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); D. *Fannia*, perna posterior (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); E. *Fannia*, perna posterior, vista anterior; F. *Fannia*, perna posterior, vista posterior. 36

Figura 8. Esternito 5 de Fanniidae (Diptera). A. *Fannia sutagao*; B. *Euryomma chitarera*; C. *Euryomma aburrae*; D. *Fannia embera*; E. *Fannia katios*; F. *Fannia chibcha*; G. *Fannia dorsomaculata*. Desenhos adaptados de Grisales *et al.* 2012 a, 2012b. 37

Figura 9. Desenhos esquemáticos do epândrio de Fanniidae. A. *Fannia pusio*; B. *Fannia sumapaz*; C. *Fannia dorsomaculata*; D. *Fannia sutagao*; E. *Fannia grandis*; F. *Fannia arcuata* (adaptado de Chillcott, 1961). 38

Figura 10. Desenhos esquemáticos do hipândrio de Fanniidae. A. *Fannia chibcha*; B. *Fannia muisca*; C. *Fannia grandis*; D. *Euryomma cornuatum*. Desenhos adaptados de Grisales *et al.* 2012 a, 2012b. 39

Figura 11. Análise cladística com dados morfológicos de Fanniidae Neotropical, com ênfase nas linhagens do componente noroeste. Cladograma obtido sob pesagem implícita de caracteres ($k= 10.717774$). Comprimento da árvore [L] =594, Índice de Consistência [IC] =28 e Índice de Retenção [IR] =68. Os valores para as frequências GC (*symmetric resampling*), Jackknife e Bootstrap Poisson são mostrados embaixo dos ramos. Ramos sem valores são aqueles que colapsaram ou foram realocados na análise de reamostragem. 41

Figura 12. Análise cladística com dados morfológicos de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Cladograma obtido sob pesagem implícita de caracteres ($k= 10.717774$). Detalhe do Clado 1. Os valores para as frequências GC (*symmetric resampling*), Jackknife e Bootstrap Poisson são mostrados embaixo dos ramos. Ramos sem valores são aqueles que colapsaram ou foram realocados na análise de reamostragem. 43

Figura 13. Análise cladística com dados morfológicos de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Cladograma obtido sob pesagem implícita de caracteres ($k= 10.717774$). Detalhe do Clado 2. Os valores para as frequências GC (*symmetric resampling*), Jackknife e Bootstrap Poisson são mostrados embaixo dos ramos. Ramos sem valores são aqueles que colapsaram ou foram realocados na análise de reamostragem. 48

Figura 14. Análise de máxima verossimilhança com dados moleculares (CO1 + 28S) de 15 espécies de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Valor do suporte bootstrap em cada nó. Sbg.: Subgrupo. 51

Figura 15. Análise de inferência bayesiana com dados moleculares (CO1 + 28S) de 15 espécies de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Valores da probabilidade posterior em cada nó. Sbg.: Subgrupo. 53

Figura 16. Análise cladística com dados morfológicos e moleculares (CO1 + 28S) de Fanniidae Neotropical, com ênfase nas linhagens do componente noroeste. Cladograma obtido sob análise de inferência bayesiana de 57 espécies de Fanniidae e duas espécies de Muscidae como grupo-externo. Os valores das probabilidades posteriores estão representados em cada nó. * Espécies com dados morfológicos e moleculares. 55

CAPÍTULO 2. Evolução biogeográfica das linhagens neotropicais de Fanniidae (Insecta, Diptera): o componente noroeste da região Neotropical

Figura 17. Análises de datação molecular das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste. Cronograma mostrando os intervalos de confiança de 95% das idades dos nós (indicados por barras; $n= 1000$). A topologia da árvore foi obtida através do consenso de maioria bayesiano de 50%. As estrelas pretas indicam os pontos de calibração baseados em evidência molecular e fóssil [1: idade de radiação de Schizophora (*crown group age*) como determinado por Wiegmann *et al.* (2011); 2: *Archaeopolietes tertiaria*, fóssil de Muscidae do âmbar dominicano entre o Mioceno Inferior e o Mioceno Médio Inferior (Pont & Carvalho, 1997). Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America

(Walker *et al.* 2012) (Anexo 1). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno. Quadrados pretos indicam probabilidade posterior menor que 50%..... 92

Figura 18. Distribuições ancestrais de cada nó na filogenia das linhagens de Fanniidae do componente noroeste da região Neotropical. Os círculos em cada nó indicam a distribuição ancestral mais provável. Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012) (Anexo 1). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno..... 94

Figura 19. Aproximação das distribuições ancestrais das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste (Clado 1). Os círculos em cada nó mostram a distribuição ancestral mais provável. Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno. 95

Figura 20. Aproximação das distribuições ancestrais das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste (Clado 2). O gráfico circular em cada nó indica a distribuição ancestral mais provável. O círculo verde ao redor dos círculos coloridos representa um evento vicariante. Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012) (Anexo 1). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno. 98

Figura 21. Possível configuração dos fragmentos continentais e o arco de ilhas no Terciário Médio (cerca de 30 Ma.). 1. Bacia de Yucatán, 2. Colisão entre o este das Grandes Antilhas e a plataforma das Bahamas, 3. Colisão entre o sul da América Central e o noroeste da América do Sul, 4. Ponte Aves, 5. Zona Motagua, 6 e 7. Massas de água oceânicas do Pacífico e o Atlântico-Caribe. Retirado de Donnelly (1988). 101

Figura 22. Paleogeografia da região Caribe durante o Eoceno e o Oligoceno Inferior (35-33 Ma.). “Embora existissem condições subaéreas ao longo de uma parte da Ponte Aves durante este período [...] a conexão com América do Sul deve ser vista como uma hipótese”. Retirado de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999). 101

Figura 23. Mapa paleográfico mostrando a evolução da paisagem no norte da América do Sul. Ao norte o Sistema de Rios Subandinos ou Paleo-Orinoco que domina a drenagem da Amazônia Ocidental e o corredor de terras baixas invadido por incursões marinhas (o Portal Andino Ocidental, WAP) que pode ter limitado as expansões entre o norte dos Andes e os Andes centrais. Retirado de Antonelli & Sanmartín, 2011. 103

Figura 24. Reconstrução paleográfica mostrando as mudanças na configuração das bacias e das cordilheiras Ocidental, Central e Oriental no norte dos Andes, entre o Paleoceno-Eoceno (A) e o Mioceno (B). Retirado de Borrero *et al.*, 2012. 104

Figura 25. Adaptações de pernas e terminália de espécies de Fanniidae que ocorrem na região Andina. A. *Fannia sutagao*; B. *Fannia chingaza*; C. *Fannia chibcha*; D. *Fannia iguaque*; E. *Fannia sumapaz*; F. *Fannia sutagao*; G. *Fannia pijao*; H. *Fannia quimbaya*; I. *Euryomma chitarera*; J. *Euryomma cornuatum*; K. *Euryomma uwa*. 107

Figura 26. Mapas paleogeográficos mostrando do Sistema Pebas e a conformação da região norte da América do Sul. Retirado de Hoorn *et al.*, 2010..... 108

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I. Análise cladística de Fanniidae (Insecta, Diptera), com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical

Tabela 1. Lista de espécies utilizadas para a análise filogenética, instituições de onde o material foi emprestado e tipos de caracteres usados. ¹ Distribuição (de Carvalho *et al.*, 2003): Am.Cen: América Central, Arg: Argentina, Afr: África, Aus: Austrália, Bol: Bolívia, Bras: Brasil, Co: Colômbia, CR: Costa Rica, Ch: Chile, Eq: Equador, Mex: México, NZ: Nova Zelândia, S.AmS: sudeste da América do Sul, Pe: Peru, Sue: Suécia, Ven: Venezuela. ² Ver abreviaturas dos museus no item Material e Métodos. ³ segundo Chillcott (1961) e Albuquerque *et al.* (1981). * Sequências tomadas do Genbank (*Fannia canicularis*, COI, gb|EF531197.1; *Fannia scalaris*, gb|KC617824.1)..... 11

Tabela 2. Iniciadores utilizados para amplificar e sequenciar o gene CO1 e o gene 28S. 18

Tabela 3. Protocolos de amplificação para os genes CO1 e 28S no termociclador. 19

CAPÍTULO 2. Evolução biogeográfica das linhagens neotropicais de Fanniidae (Insecta, Diptera): o componente noroeste da região Neotropical

Tabela 4. Terminais usados nas análises biogeográficas, distribuição e tipo de caracteres usados de cada espécie. ¹ Segundo Chillcott (1961) e Albuquerque *et al.*, (1981). ² Áreas: região Neártica = A, América Central = B, Antilhas = C, norte dos Andes (10N - 5S) = D, Andes centrais (5S -18S) = E, Chocó = F, Amazônia = G, Escudo da Guiana = H, Sudeste da América do Sul = I, Chaco = J, Africa = K, Australásia = L, região Paleártica = M..... 87

Tabela 5. Idade estimada (Ma.) para a diversificação das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste. Os valores entre parênteses são os intervalos de 95% de confiança. 91

SUMÁRIO

CAPÍTULO I. Análise cladística de Fanniidae (Insecta, Diptera), com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical

RESUMO	2
ABSTRACT	3
1. INTRODUÇÃO.....	4
2. OBJETIVO	6
2.2. Objetivos específicos	6
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	6
3.1. Área de estudo	6
3.2. Material estudado	9
3.3. Terminais amostrados	9
3.4. Identificação do material.....	10
3.5. Abordagem morfológica.....	15
3.6. Abordagem molecular	17
3.7. Abordagem combinada (dados morfológicos e moleculares).....	22
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
4.1. Abordagem morfológica.....	22
4.1.1. Lista de caracteres	23
4.1.2. Análises filogenéticas	40
4.2. Abordagem molecular	52
4.3. Abordagem combinada (dados morfológicos e moleculares).....	54
4.4. Implicações taxonômicas.....	57
5. CONCLUSÕES	58
6. REFERÊNCIAS	59
7. ANEXOS.....	65

CAPÍTULO II. Evolução biogeográfica das linhagens neotropicais de Fanniidae (Insecta, Diptera): o componente noroeste da região Neotropical

RESUMO	80
ABSTRACT	81
1. INTRODUÇÃO.....	82
2. OBJETIVO	85
2.1. Objetivos específicos	85
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	85
3.1. Análise filogenética e datação molecular.....	86
3.2. Análises Biogeográficas	89
3.2.1. Áreas operacionais	89
3.2.2. Análises de Dispersão-Vicariância	90
4. RESULTADOS.....	91
4.1. Datação e diversificação das linhagens de Fanniidae do componente noroeste Neotropical	91
4.2. Distribuições ancestrais das linhagens de Fanniidae do componente noroeste	93
5. DISCUSSÃO	99
5.1. Implicações biogeográficas.....	99
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	108
7. CONCLUSÕES	108
8. REFERÊNCIAS	109
ANEXO	117

CAPÍTULO I

ANÁLISE FILOGENÉTICA DE FANNIIDAE (INSECTA, DIPTERA), COM ÊNFASE NAS LINHAGENS DO COMPONENTE NOROESTE NEOTROPICAL

RESUMO

Fanniidae é um grupo de dípteros caliptrados encontrados em todas as regiões biogeográficas. Atualmente são reconhecidos quatro gêneros, *Australofannia* Pont, *Euryomma* Stein, *Fannia* Robineau-Desvoidy e *Piezura* Rondani. Na região Neotropical são encontrados unicamente *Euryomma* e *Fannia*. A única hipótese filogenética proposta para Fanniidae foi realizada com dados morfológicos e com terminais de *Fannia* de todas as regiões biogeográficas. Os demais gêneros foram representados por uma espécie. Para região Neotropical foram incluídas, principalmente, espécies austrais. O presente estudo tem como objetivo inferir o relacionamento filogenético entre os gêneros de Fanniidae e entre as espécies do componente noroeste da região Neotropical mediante caracteres morfológicos e moleculares. Para abordagem morfológica foi construída uma matriz de 131 caracteres com 57 terminais internos e dois externos (Muscidae). Dentre esse material encontram-se 13 espécies novas (Costa Rica, Colômbia e Equador). A matriz foi analisada usando o critério de parcimônia com pesagem implícita no programa TNT. Para abordagem molecular foi construída uma matriz de dados com 17 espécies, incluídas na matriz morfológica, com o gene mitocondrial Citocromo Oxidase 1 (CO1) e o gene ribossomal (28S). Esta matriz foi analisada mediante o critério de máxima verossimilhança e por inferência bayesiana. Para abordagem combinada, foi construída uma matriz com os dados morfológicos mais os dados moleculares e analisada sob critério de inferência bayesiana. A análise dos dados sob as três abordagens corroborou a monofilia de Fanniidae e de *Piezura*. *Euryomma* foi analisado pela primeira vez e foi corroborada sua monofilia. Contudo, o clado (*Euryomma* sp. nov. 1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) foi recuperado como grupo-irmão das demais espécies de *Euryomma* o que poderia ser considerado como uma linhagem independente. *Fannia* foi recuperado como parafilético devido a separação do grupo *canicularis* das demais linhagens de Fanniidae. Este resultado contradiz a única análise filogenética para a família, mas corrobora uma anterior hipótese de parafilia de *Fannia*. Os grupos *benjamini* e *heydenii* de *Fannia* são monofiléticos e o grupo *obscurinervis* parafilético. Propõe-se a abolição do uso desta divisão em grupos devido à parafilia de vários deles e a impossibilidade de inclusão de muitas espécies da região Neotropical nesses grupos. Os relacionamentos intragenéricos na análise combinada não ficaram completamente resolvidos. Isto devido à rápida evolução das linhagens do componente noroeste Neotropical, que dificulta traçar a história do grupo e os relacionamentos filogenéticos, tanto com caracteres morfológicos quanto moleculares. No entanto, as topologias obtidas e discutidas no presente trabalho fornecem dados importantes que servirão como base para promover uma classificação mais estável para Fanniidae e como base para estudos biogeográficos que busquem responder acerca da história de diversificação das linhagens de Fanniidae do componente noroeste da região Neotropical.

Palavras-chave: *Euryomma*, *Fannia*, *Piezura*, hipótese filogenética, região Neotropical.

ABSTRACT

Fanniidae is a group of calyptrate flies found in all biogeographical regions. Currently four genera are recognized, *Australofannia* Pont, *Euryomma* Robineau-Desvoidy, *Fannia* Stein and *Piezura* Rondani. In the Neotropics exclusively *Euryomma* and *Fannia* are found. The only phylogenetic hypothesis proposed to Fanniidae was held with morphological data and *Fannia* terminals of all biogeographical regions. The other genera were represented by one species. For the Neotropical region, mainly, southern species are included. The present study aims to infer the phylogenetic relationships among the genera of Fanniidae and between species of the Neotropical region Northwest component by molecular and morphological characters. For morphological approach a matrix of 131 characters with 57 internal and 2 external terminals (Muscidae) was built. Among this material are 13 new species (Costa Rica, Colombia and Ecuador). This matrix was analyzed using parsimony criterion with implicit weighing on TNT. For molecular approach a matrix of data from 17 species, included in the morphological matrix, with the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase 1 (CO1) and ribosomal gene (28S) was built. This matrix was analyzed by the criteria of maximum likelihood and Bayesian inference. For combined approach was built an array with the morphological data plus molecular data and analyzed under criterion of Bayesian inference. Data analysis under all three approaches corroborated the monophyly of Fanniidae and *Piezura*. *Euryomma* was analyzed for the first time and its monophyly was recovered. However, the clade (*Euryomma* sp. nov. 1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) was recovered as a sister group of the other *Euryomma* what could be regarded as an independent lineage, it requires the inclusion of more material to corroborate this possible independence. *Fannia* was recovered as paraphyletic due to separation of the lineages of the *canicularis* group from other Fanniidae. This result contradicted the only family phylogenetic analysis, but corroborates an earlier hypothesis of paraphyly of *Fannia*. The *Fannia*'s group *benjamini* and *heydenii* are monophyletic and *obscurinervis* group paraphyletic. It is proposed to abolish the use of division in groups due to the paraphyly of several of them and the impossibility of including many species of the Neotropical region in these groups. Intrageneric relationships in the combined analysis were not completely resolved. This may be due to the evolution of the Northwestern Neotropical component lineages probably happened quickly and this makes it difficult to trace the history of the group and the phylogenetic relationships, both with morphological characters as molecules. However, the topologies obtained and discussed in this study provide important data that will serve as a basis for promoting a more stable classification for Fanniidae and as a basis for biogeographic studies that seek to respond about history of diversification of lineages of Fanniidae of the Northwestern Neotropical component.

Keywords: *Euryomma*, *Fannia*, *Piezura*, phylogenetic hypotheses, Neotropical region.

1. INTRODUÇÃO

Fanniidae é um grupo de moscas caliptradas encontradas em todas as regiões biogeográficas. Atualmente inclui quatro gêneros, *Australofannia* Pont (1 espécie), *Euryomma* Stein (19 espécies), *Fannia* Robineau-Desvoidy (aproximadamente 300) e *Piezura* Rondani (5 espécies). Na região Neotropical, ocorrem *Euryomma* e *Fannia*, com 19 e 89 espécies, respectivamente (Albuquerque *et al.*, 1981; de Carvalho *et al.*, 2003; Couri, 2004, 2005; Couri & Winagraski, 2005; Domínguez, 2007; Domínguez & Aballay, 2008; Wendt & de Carvalho, 2009; Wendt, 2010; Quiroga & Domínguez 2010; Grisales *et al.*, 2012 a, b, c).

As espécies de Fanniidae são encontradas em diversos habitats. As larvas são trimórficas e detritívoras, sendo encontradas em fungos, excremento, matéria orgânica em decomposição, ninhos de abelhas (Malloch, 1934; Chillcott, 1961; Holloway, 1985; Skidmore, 1985), ninhos de aves e mamíferos e em associação com o guano de morcego em cavernas (Rozkošný *et al.*, 1997). As larvas se alimentam de micro-organismos, hifas, esporos de fungos e pólen (Holloway, 1985; Rozkošný *et al.*, 1997). Os adultos podem ser encontrados embaixo dos ramos das árvores e, raramente, em áreas abertas. Os machos formam pequenos enxames, enquanto as fêmeas permanecem na vegetação baixa (Chillcott, 1961).

Muitas espécies têm hábitos sinantrópicos e têm impacto econômico ou são de importância forense e para a saúde pública. Algumas espécies, como *Fannia obscurinervis* (Stein), *F. pusio* (Wiedemann), *F. sanihue* Domínguez & Aballay e *F. yunguensis* Quiroga & Domínguez são de importância forense na região Neotropical (de Carvalho & Mello-Patiu, 2008; Domínguez & Aballay, 2008; Barbosa *et al.*, 2009; Quiroga & Domínguez, 2010). *F. flavicincta* (Stein) e *F. heydenii* (Wiedemann) são vetores mecânicos de larvas de *Dermatobia hominis* (Linnaeus) (Gomes *et al.*, 2002; Espindola & Couri, 2004).

Existem várias espécies associadas a ecossistemas florestais, não modificados pelo homem e de alta montanha, como alguns fragmentos na Cordilheira dos Andes (*Fannia pijao* Grisales, Wolff & Carvalho, 2012; *F. quimbaya* Grisales, Wolff & Carvalho, 2012; *F. sumapaz* Grisales, Wolff & Carvalho, 2012 e *F. sutagao* Grisales, Wolff & Carvalho, 2012). Outras espécies estão associadas a florestas de *Notophagus* (Fagales, Fagaceae) e ecossistemas do Pampa e o Chaco na América do Sul (Domínguez, 2007, Domínguez & Aballay, 2008).

Chillcott (1961) no seu trabalho de revisão de Fanniidae da região Neártica foi o primeiro autor a propor a subdivisão de *Fannia* em 11 grupos e 15 subgrupos. A presença de muitos grupos dentro de *Fannia* e a ampla divergência entre os caracteres fez com que o autor utiliza-se um método não filogenético e sim fenético para estabelecer os relacionamentos entre os gêneros, grupos e subgrupos de espécies. Esse método foi uma análise de divergência de caracteres que permitiu o Chillcott propor uma hipótese de relacionamento e diversificação da família a través de uma matriz de divergência e um dendograma de

relacionamentos (Figura 1 A, B). Albuquerque *et al.* (1981) propuseram o agrupamento das espécies de Fanniidae da região Neotropical em 8 grupos e 15 subgrupos mas não fizeram nenhum tipo de análise.

A monofilia de Fanniidae tem sido bem estabelecida em estudos principalmente com dados moleculares (Bernasconi, 2000; Domínguez & Roig-Juñent, 2008; Kutty *et al.*, 2008, 2010). No entanto, a única hipótese filogenética proposta para as espécies de Fanniidae foi publicada por Domínguez & Roig-Juñent (2008), com material de todas as regiões biogeográficas e a partir de dados morfológicos. Para a região Neotropical foram incluídas, principalmente, espécies austrais do gênero *Fannia*. A hipótese apresentou pela primeira vez resultados importantes para o entendimento dos relacionamentos dos grupos de *Fannia* propostos por Chillcott (1961, região Neártica) e por Albuquerque *et al.* (1981, região Neotropical) e corroboraram a monofilia de *Fannia*. Contudo, a quantidade de material analisado de *Euryomma* e *Piezura* não foi suficiente para testar a monofilia desses. Os autores incluíram unicamente uma espécie de cada um desses gêneros (Figura 2).

A pesar de Domínguez & Roig-Juñent (2008) terem apresentado *Fannia* como monofilético, de acordo com Chillcott (1961), *Fannia* poderia ser parafilético, já que na sua análise de divergência as espécies do grupo *canicularis*, junto com *Euryomma* e *Piezura* foram as primeiras a divergir, formando um grupo separado do resto de *Fannia* (Figura 1B). Da mesma forma este autor e posteriormente Hennig (1965) reconheceram a parafilia de *Fannia* devido a que *Coelomyia* Haliday (= *Fannia*) forma um agrupamento com o grupo *serena* de *Fannia* (Chillcott, 1961). Esta hipótese precisa ser revisada à luz de uma análise filogenética com a inclusão de mais material de *Euryomma* e *Piezura* que poderia responder a questão de monofilia desses gêneros e de *Fannia*.

A região Neotropical, principalmente o norte e noroeste, são as áreas com menos representatividade na análise de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Nas últimas três décadas tem havido importantes avanços para o estudo de Fanniidae nesta região, com a descrição de novas espécies, identificação de novos sinônimos e a reinterpretação das identidades dos espécimes tipo (de Carvalho *et al.*, 2003). Análises filogenéticas com a inclusão de dados morfológicos e moleculares de mais terminais da região Neotropical iluminarão o entendimento sobre o relacionamento entre os gêneros e espécies da família.

O componente noroeste da região Neotropical é a área com maior número de espécies de Fanniidae descritas nos últimos anos (Couri, 2005; Grisales *et al.*, 2012a, b, c). Este componente inclui a América Central e a porção noroeste da América do Sul (Amorim & Pires, 1996). Diversos estudos (Amorim & Pires, 1996; Morrone, 2006; Nihei & de Carvalho, 2007) discutiram as relações biogeográficas da região Neotropical através de uma perspectiva evolutiva e propuseram um relacionamento do noroeste da América do Sul com a América Central, propondo esta área como um componente com uma evolução conjunta.

Sendo assim, este trabalho propõe-se a estudar os gêneros de Fanniidae e as espécies que ocorrem no componente noroeste da região Neotropical, a fim de esclarecer o seu relacionamento filogenético de modo a oferecer suporte a futuras interpretações sobre diversificação e biogeografia do grupo na região.

2. OBJETIVO

Inferir o relacionamento filogenético entre os gêneros de Fanniidae e entre as espécies do componente noroeste da região Neotropical mediante caracteres morfológicos e moleculares.

2.1. Objetivos específicos

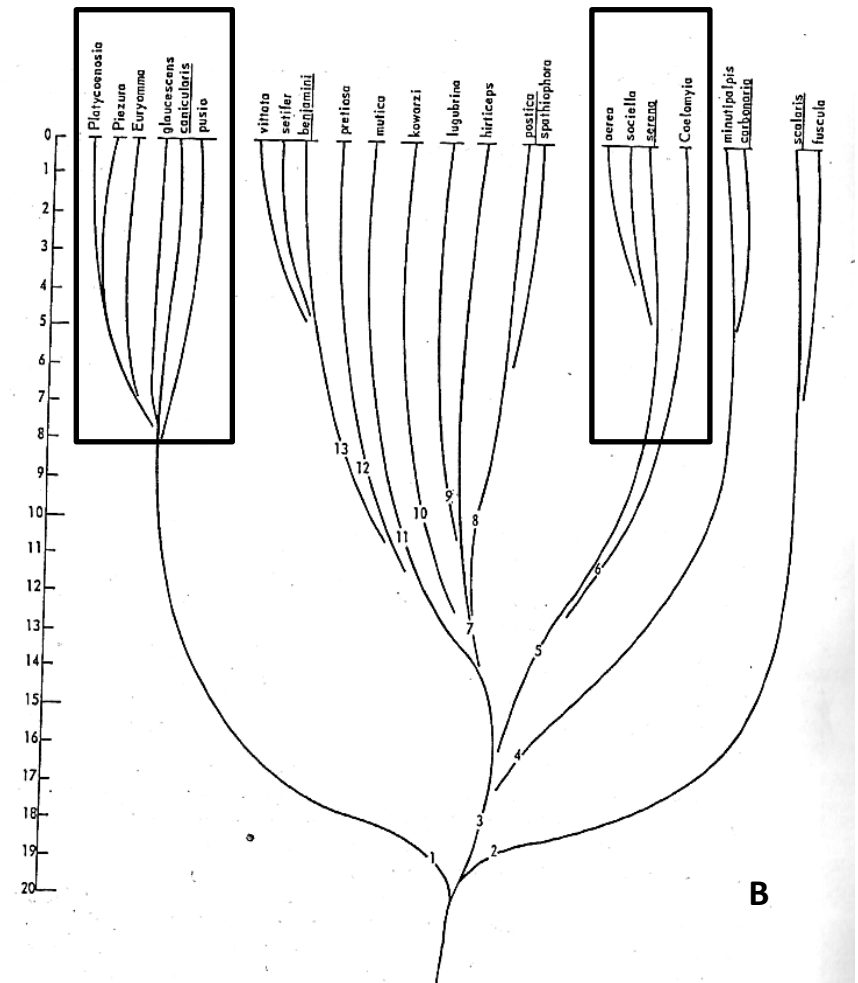
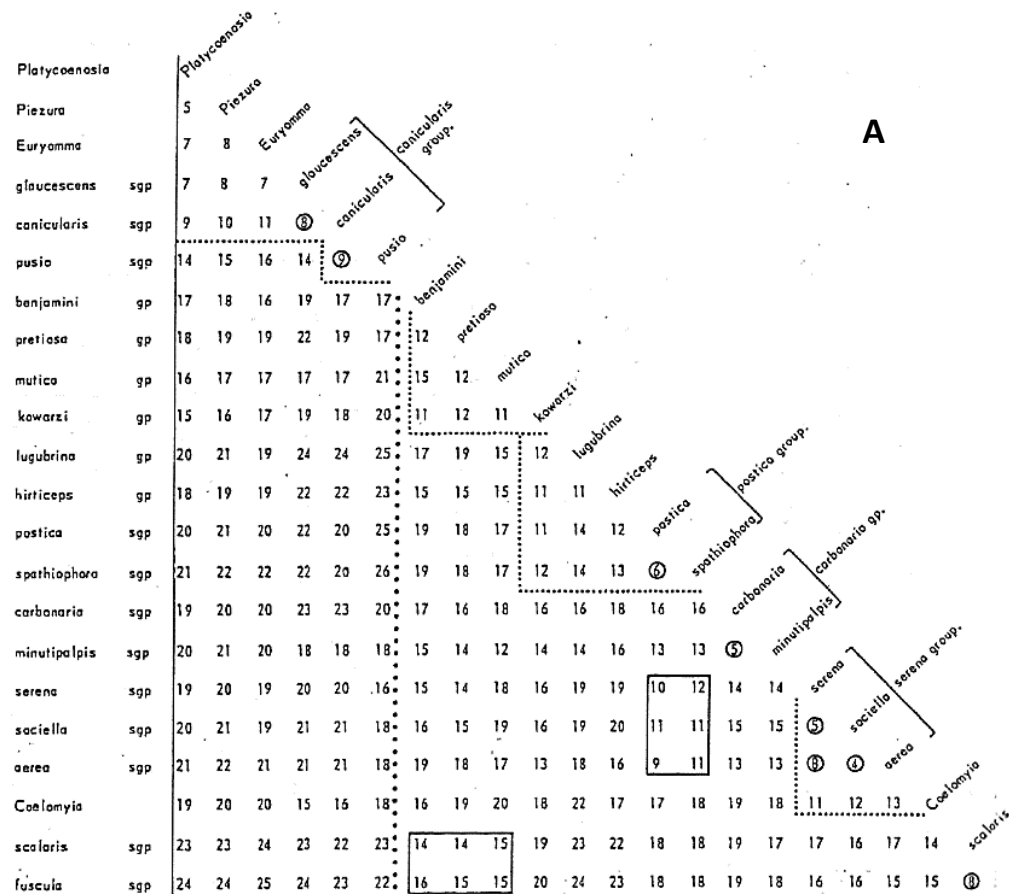
- Testar a monofilia dos gêneros de Fanniidae.
- Estabelecer uma hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros e espécies que ocorrem no componente noroeste da região Neotropical.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

As linhagens que ocorrem no componente noroeste da região Neotropical foram o principal alvo de estudo desse trabalho. Contudo, para testar a monofilia dos gêneros de Fanniidae e analisar o relacionamento entre eles além das espécies de *Euryomma* e *Fannia*, foram incluídas duas espécies de *Piezura* (distribuição Holártica).

O componente noroeste está composto pelos ambientes tropicais do México ao longo da costa Pacífica e Atlântica e o noroeste da América do Sul (Amorim & Pires, 1996). O noroeste da América do Sul é considerado um domínio dentro da Sub-região Caribe e inclui 11 províncias biogeográficas localizadas nos seguintes países: Colômbia, Venezuela, Equador, ilhas de Trinidad e Tobago e o norte do Peru (Morrone, 2006).



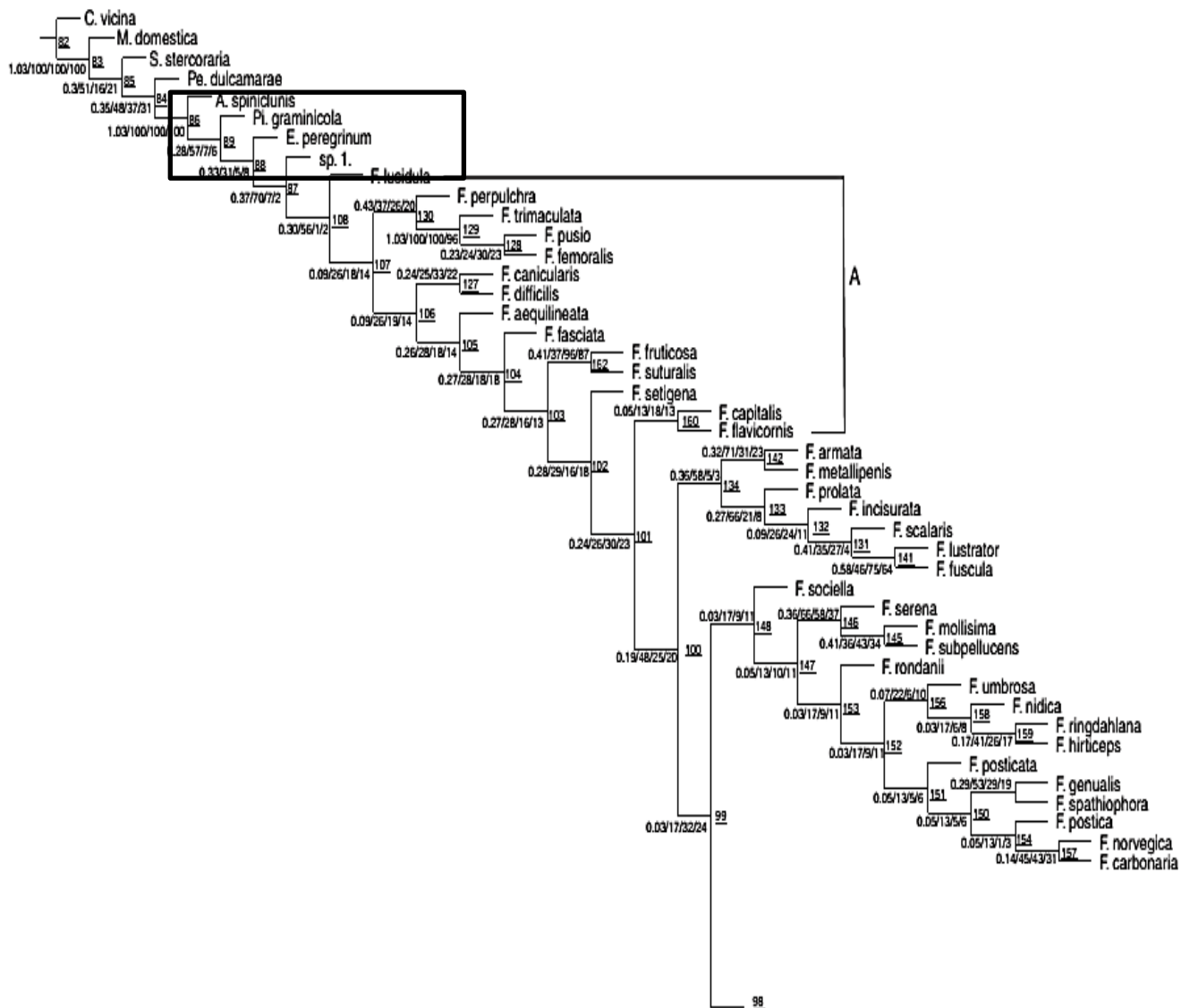


Figura 2. Base do cladograma da análise filogenética de Fanniidae realizada por Domínguez & Roig-Juñent (2008), incluindo as espécies de *Australofannia*, *Euryomma* e *Piezura* (retângulo negrito). Valores de suporte embaixo de cada clado. A: parafilia do “grupo *canicularis*”.

3.2. Material estudado

Foi examinado material proveniente principalmente do componente noroeste Neotropical, incluindo México, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Venezuela, Equador, Peru, Bolívia, Brasil e de áreas externas como América do Norte, Cuba, Argentina, Chile e Suécia. Foram analisados aproximadamente cinco espécimes machos de cada espécie, com exceção das espécies que só foi possível revisar o material-tipo (Tabela 1).

O material para análise molecular foi emprestado de instituições da Colômbia, Brasil e Suécia (Tabela 1).

O material analisado pertence às seguintes instituições:

CEUA – Colección Entomológica de la Universidad de Antioquia, Medellín, Colômbia.

DZUP – Museu de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.

ICN – Colección Entomológica Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colômbia.

IAvH – Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Colombia.

INBio – Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

INPA – Coleção Sistemática da Entomologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.

MEFLG – Museo Entomológico Francisco Luis Gallego, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colômbia.

MEPB – Museo Entomológico Piedras Blancas, Comfenalco—Universidad de Antioquia, Medellín, Colômbia.

MNRJ – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

SNSD – Staatliche Naturhistorische Sammlungen, Dresden, Alemanha (antigamente Staatliches Museum für Tierkunde, SMTD).

USNM – National Museum of Natural History [antigamente, United States National Museum], Washington D.C., USA.

UTPL – Instituto de Ecología, Universidad Técnica Particular de Loja, Loja, Equador.

3.3. Terminais amostrados

Foram escolhidos 57 terminais para o grupo-interno (Tabela 1). As espécies amostradas representam os gêneros *Euryomma*, *Fannia* e *Piezura*. Não foi possível incluir *Australofannia spiniclunis* Pont, 1997, a única espécie do gênero *Australofannia* (Pont, 1997). Entre os 57 terminais encontram-se 13 espécies novas

da Costa Rica, Colômbia e Equador. Estas espécies não serão descritas nesse capítulo, entretanto serão comentados caracteres diagnósticos que possibilitam a comparação com grupos próximos (Anexo 2).

As espécies do grupo-interno foram selecionadas com base na disponibilidade do material, dando preferência a exemplares das espécies-tipo, espécies-tipo dos gêneros e à distribuição geográfica.

A escolha dos terminais pertencentes ao grupo-externo levou em consideração estudos filogenéticos de Calyptratae (Bernasconi *et al.*, 2000; Kutty *et al.*, 2008, 2010) onde Fanniidae é recuperado como grupo basal. A escolha do grupo-externo teve como objetivo unicamente o enraizamento da árvore e não averiguar sobre os relacionamentos com grupos próximos dentro de Calyptratae, nem testar a monofilia de Fanniidae, já que esta tem sido bem documentada (Bernasconi *et al.*, 2000; Kutty *et al.*, 2008, 2010; Dominguez & Roig-Juñent 2008). Como grupo-externo, foram escolhidas duas espécies de Muscidae, *Ophyra aenescens* (Wiedemman, 1830) e *Morellia semimarginata* (Stein, 1918) sendo as topologias enraizadas em *O. aenescens*.

3.4. Identificação do material

A identificação do material foi realizada utilizando as chaves taxonômicas disponíveis na literatura (Carvalho & Pamplona, 1979; Albuquerque *et al.*, 1981; Pont & Carvalho, 1994; Couri, 2005; Wendt & Carvalho 2007; Domínguez 2007; Grisales *et al.*, 2012a, b) e mediante a revisão de descrições originais e redescrições. Quando possível, os espécimes foram comparados com o material-tipo emprestado.

Para a observação das terminálias foi retirado o abdome e clareado com hidróxido de potássio a 10%, desidratado em álcool a 70% e armazenado em glicerina, para posterior identificação com a ajuda de estéreo-microscópio e microscópio óptico.

Para a identificação das espécies e construção de caracteres morfológicos foi utilizada a terminologia de McAlpine (1981), Stuckenberg (1999) e Grisales *et al.* (2012a, b, c).

Os desenhos das estruturas foram realizados com o auxílio do microscópio óptico com a câmera clara e vetorizados com o programa Adobe Illustrator CC.

Tabela 1. Lista de espécies utilizadas para a análise filogenética, instituições de onde o material foi emprestado e tipos de caracteres usados. ¹ Distribuição (de Carvalho *et al.*, 2003): Am.Cen: América Central, Arg: Argentina, Afr: África, Aus: Austrália, Bol: Bolívia, Bras: Brasil, Co: Colômbia, CR: Costa Rica, Ch: Chile, Eq: Equador, Mex: México, NZ: Nova Zelândia, S.AmS: sudeste da América do Sul, Pe: Peru, Sue: Suécia, Ven: Venezuela. ² Ver abreviaturas dos museus no item Material e Métodos. ³ segundo Chillcott (1961) e Albuquerque *et al.* (1981). * Sequências tomadas do Genbank (*Fannia canicularis*, COI, gb|EF531197.1; *Fannia scalaris*, gb|KC617824.1).

Espécie	Autor	Distribuição ¹	Museu ²	Tipo de caracteres
Grupo-externo				
<i>Morellia semimarginata</i>	(Stein, 1918)	Am.Cen, S.AmS	DZUP	Morfológicos e moleculares
<i>Ophyra aenescens</i>	(Wiedemman, 1830)	S.AmS	DZUP	Morfológicos e moleculares
<i>Euryomma</i>				
<i>E. aburrae</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. chillcotti</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Costa Rica	INBio (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. chitarera</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. cornuatum</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia, Peru	MEFLG (Holótipo), MNRJ	Morfológicos
<i>E. guane</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos e moleculares
<i>E. muisca</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	ICN (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. nigrifemur</i>	Stein, 1911	Bolívia	USNM (Paralectótipo)	Morfológicos

<i>E. palpingens</i>	Wendt & Carvalho, 2007	Brasil	DZUP (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. peregrinum</i>	(Meigen, 1826)	Cosmopolita	DZUP	Morfológicos
<i>E. steini</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Costa Rica	INBio (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. tahami</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos
<i>E. uwa</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos
<i>Euryomma</i> sp. nov.1		Co, CR, Eq.	CEUA, INBio, UTPL	Morfológicos e moleculares

Espécie	Autor	Grupo e subgrupos (Sbgr) de espécies de <i>Fannia</i> ³	Distribuição ¹	Museu ²	Tipo de caracteres
<i>Fannia</i>					
<i>F. albitarsis</i>	Stein, 1911	<i>anthracina</i>	Arg, Bol, Br, Ch, Pe; Aust, Fiji, NZ,	SNSD (Paralectótipo)	Morfológicos
<i>F. antennata</i>	Stein, 1911		México, Peru	SNSD (Paralectótipo)	Morfológicos
<i>F. arcuata</i>	Chillcott, 1961	<i>pretiosa</i>	México	USNM (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. benjamini</i>	Malloch, 1913	<i>benjamini</i> , sbgr.	México	USNM (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. canicularis</i> *	(Linnaeus, 1761)	<i>benjamini</i> <i>canicularis</i> , sbgr.	Cosmopolita	CEUA, DZUP, MEFLG	Morfológicos e moleculares
<i>F. chibcha</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	<i>canicularis</i>	Colômbia	ICN (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. chingaza</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	Colômbia	ICN (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. coxata</i>	Shannon and Del Ponte, 1926	<i>anthracina</i>	Argentina	DZUP	Morfológicos e moleculares
<i>F. curvipes</i>	Malloch, 1924	<i>pretiosa</i>	Estados Unidos	USNM (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. dorsomaculata</i>	Grisales, Wolff & Carvalho,	<i>heydenii</i>	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos

	2012				
<i>F. embera</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. euchaetophora</i>	Carvalho, 1991	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>petrocchiae</i>	Brasil	DZUP (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. grandis</i>	Malloch, 1912	<i>grandis</i>	Panamá	USNM (Parátipo)	Morfológicos
<i>F. hirtifemur</i>	(Stein, 1904)	<i>obscurinervis</i>	Arg, Br, Co, Eq, Pe	SNSD (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. iguaque</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		Colômbia	IAvH (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. katio</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		Colômbia	IAvH (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. lamosca</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	<i>heydenii</i>	Colômbia	CEUA (Holótipo), MEPB	Morfológicos e moleculares
<i>F. neotomaria</i>	Chillcott, 1961	<i>benjamini</i> , sbgr. <i>neotomaria</i>	México	USNM (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. obscurinervis</i>	(Stein, 1900)	<i>obscurinervis</i>		DZUP, CEUA	Morfológicos e moleculares
<i>F. penicillaris</i>	(Stein, 1900)	<i>heydenii</i>	Br, Bol, Co, Pe	SNSD (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. petrocchiae</i>	Shannon and Del Ponte, 1926	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>petrocchiae</i>	Arg, Br, Co	IAvH, DZUP, INPA	Morfológicos
<i>F. pijao</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. pusio</i>	(Wiedemann, 1830)	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	Cosmopolita	CEUA, DZUP	Morfológicos
<i>F. quimbaya</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		Colômbia	CEUA (Holótipo)	Morfológicos e moleculares
<i>F. rufitibia</i>	Stein, 1911		Peru	SNSD (Paralectótipo)	Morfológicos
<i>F. scalaris</i> *	(Fabricius, 1794)	<i>scalaris</i> , sbgr. <i>scalaris</i>	Cosmopolita	DZUP	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov. 1			Colômbia	CEUA	Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 2			Colômbia, Equador	CEUA, UTPL	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov. 3			Colômbia	CEUA	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov. 4			Colômbia	CEUA	Morfológicos

<i>Fannia</i> sp. nov. 5			Colômbia	CEUA	e moleculares Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 6			Colômbia	CEUA	e moleculares Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 7		<i>pretiosa</i> , sbgr. <i>pretiosa</i>	Costa Rica	INBio	e moleculares Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 8			Costa Rica	INBio	Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 9			Costa Rica	INBio	Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 10			Costa Rica	INBio	Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 11		<i>scalaris</i>	Costa Rica	INBio	Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov. 12		<i>carbonaria</i> , sbgr. <i>minutipalpis</i>	Costa Rica	INBio	Morfológicos
<i>F. sumapaz</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		Colômbia	IAvH (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. sutagao</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		Colômbia	IAvH (Holótipo)	Morfológicos
<i>F. tumidifemur</i>	Stein, 1911	<i>heydenii</i>	Bol, Br, Mex	SNSD (Paralectótipo), DZUP	Morfológicos e moleculares
<i>F. vittata</i>	Malloch, 1912	<i>benjamini</i> , sbgr. <i>vittata</i>	Panamá	USNM (Holótipo)	Morfológicos
<i>Piezura</i>					
<i>P. graminicola</i>	(Zetterstedt, 1846)		Suécia/Paleártica	SMTD	Morfológicos e moleculares
<i>P. pardalina</i> <i>pardalina</i>	Rondani, 1866		Suécia/Paleártica	SMTD	Morfológicos e moleculares

3.5. Abordagem morfológica

- **Construção de caracteres**

Os caracteres foram construídos seguindo a lógica de Sereno (2007, 2009), onde as definições do caráter estão compostas por quatro funções fundamentais, o localizador, a variável, o qualificador da variável e o estado de caráter. Estes componentes existem unicamente em dois padrões, neomórfico e transformacional (Figura 3).

Para o estabelecimento de homologias primárias (de Pinna, 1991) foram seguidos dois estágios: a comparação da variação morfológica para definir os caracteres, e posteriormente, a codificação dos estados de caráter (Brower & Schawaroch, 1996). A construção dos caracteres levou em consideração a correspondência topológica entre as estruturas observadas e os preceitos de caracteres como variáveis independentes e estados de caráter como condições mutuamente exclusivas de um caráter (Sereno, 2007). Os dois tipos de construção de caráter, redutiva e multiestado, foram abordados nesse trabalho (Wilkinson, 1995).

A matriz foi construída com caracteres referentes à morfologia externa e à terminália. Alguns dos caracteres foram construídos pela primeira vez para este estudo mediante análise dos espécimes e com base em informações prévias na literatura (McAlpine, 1981; Chillcott, 1961, Rozkošný *et al.*, 1997) e na filogenia proposta por Domínguez & Roig-Juñent (2008).

A matriz de caracteres foi confeccionada no programa Winclada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002). Caracteres não aplicáveis foram codificados como “?”.

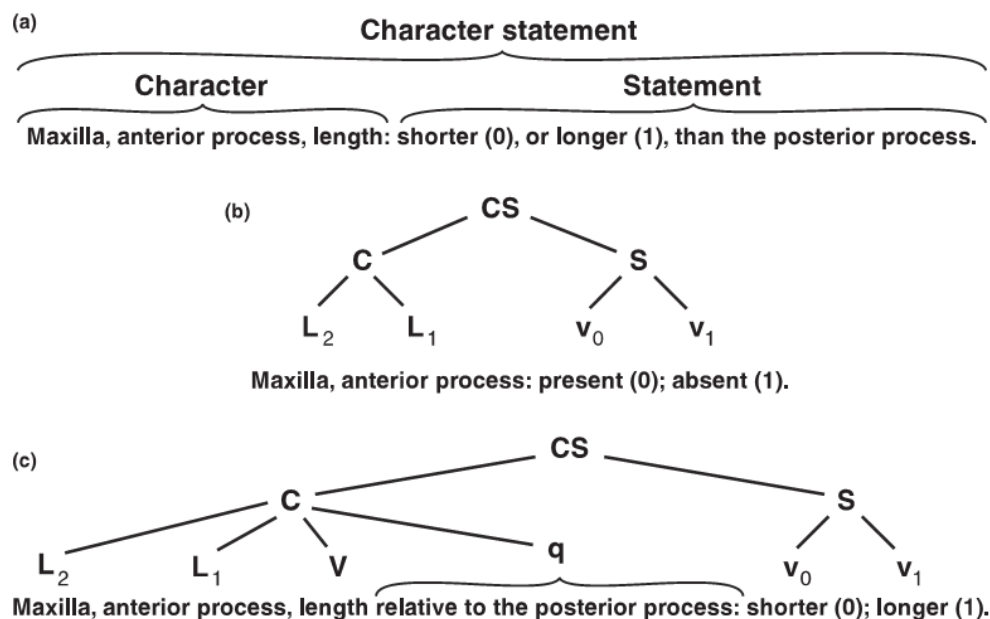


Figura 3. Base lógica dos caracteres morfológicos (retirado de Sereno, 2009). a) Duas partes estruturais de uma definição (declaração) de caráter completa (caráter, estado); b) Caráter neomórfico; c) Caráter transformacional. Abreviações: C, caráter; CS, definição do caráter; L_1 , localizador primário; L_2 , localizador secundário; q, qualificador da variável; S, estado; V, variável; $v_{0,1}$, estado do caráter.

Análises filogenéticas

• Análise de parcimônia

Para as análises usando o critério de parcimônia, foi usado o programa TNT versão 1.1 44 (*Tree analysis using New Technology*) (Goloboff *et al.*, 2008a). Os caracteres foram considerados não ordenados.

As novas tecnologias de busca (comando *New Technology Search*) foram utilizadas para a busca dos cladogramas mais parcimoniosos. Os seguintes parâmetros foram utilizados: algoritmo *Sectorial Search* utilizado no modo *default*; algoritmo *Ratchet* com 20 interações e fase de perturbação e *Up weighting* e *Down weighting* no modo *default*; algoritmo *Drift* com 100 ciclos; e algoritmo *Tree Fusing* com 5 ciclos; *Random seed* 0. Ainda, a busca foi realizada até que o comprimento mínimo fosse encontrado pelo menos 100 vezes (100 replicações).

Segundo Goloboff *et al.* (2008a) na estratégia de busca *tree fusing*, subgrupos da mesma composição são trocados entre diferentes árvores, selecionando-se aleatoriamente uma árvore alvo e outra fonte e avaliando o resultado da movimentação de cada clado entre as árvores. Na busca setorial é feita uma avaliação onde uma árvore inicial é selecionada e vários setores desta árvore são reanalisados separadamente, se uma melhor topologia for encontrada esta será substituída na árvore inicial. A busca

Ratchet escolhe uma fração dos caracteres, à qual são atribuídos pesos e uma busca por TBR é feita, repetindo este procedimento dependendo de quantas interações forem selecionadas. O *Tree drifting* usa a mesma metodologia do *Ratchet*, contudo os pesos não são atribuídos aleatoriamente e sim a partir do valor de *fit* (ajuste) das árvores subótimas.

Os caracteres foram tratados sob o esquema de pesagem implícita (Goloboff *et al.*, 2008a), o mais amplamente usado para atribuir diferentes pesos aos caracteres durante a busca da árvore. Os caracteres são tratados com pesos inversamente proporcionais a seus níveis de homoplasia (Goloboff, 1993). A força de pesagem contra as homoplasias está relacionada à constante "k", onde valores mais baixos de k atribuirão maior peso às homoplasias (Goloboff *et al.*, 2008b). Nesse estudo foi usado o *script* (setK.run) implementado em TNT para calcular o valor apropriado da constante k para a matriz de dados. Para deixar menos arbitrária a escolha deste valor, nesse trabalho foram testados valores de k (1-20). Não existe um critério para a escolha de um valor específico de k, sendo essa decisão dependente da matriz (Goloboff, 1993). É por isto que se devem explorar diferentes valores.

O suporte dos clados foi calculado usando três métodos de reamostragem: Reamostragem simétrica, com busca tradicional e 100 replicações; *Jackknife* (remoção de caracteres independente) com busca tradicional, 36 % de probabilidade de remoção (*default*) e 100 replicações; e *Bootstrap* com repesagem independente Poisson com 100 replicações. Todas as medidas de suporte estão implementadas no programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008a).

A Reamostragem simétrica calcula as probabilidades de formação de um determinado grupo através da comparação nas frequências de formação com grupos contraditórios (Goloboff *et al.*, 2008b). Os valores de suporte *Bootstrap* (Felsenstein, 1985) e *Jackknife* (Farris *et al.*, 1996) são calculados pela reamostragem aleatória de caracteres a partir de pseudo-replicações das matrizes originais. Para dados morfológicos Goloboff *et al.* (2008b) justificam a medida de *Jackknife* como uma medida do grau de suporte ou seja uma medida de se uma hipótese de monofilia para o grupo em questão envolve conflito de caracteres. Os autores demonstraram que quando usada a pesagem implícita contra as homoplasias, as frequências de *Jackknife* e outras medidas de reamostragem refletem valores altos comparados à pesagem igual.

3.6. Abordagem molecular

- **Matriz de dados**

A matriz de dados moleculares possui 17 espécies das 59 espécies usadas como terminais na abordagem morfológica (Tabela 1). A escolha destes terminais foi embasada na disponibilidade de material fresco para as extrações moleculares. Entretanto, procurou-se ter uma amostra de pelo menos duas

espécies representativas de clado formado na topologia morfológica. As sequências de *Fannia canicularis* e *Fannia scalaris* foram baixadas do Genbank (Tabela 1).

- **Genes a serem usados**

Para este estudo foram usados o gene nuclear ribossomal 28S e o gene mitocondrial Citocromo Oxidase 1 (CO1) (Tabela 2).

Tabela 2. Iniciadores utilizados para amplificar e sequenciar o gene CO1 e o gene 28S.

Gene	Iniciador	Referência	Sequencia (5'a 3')
CO1	1490F	Folmer <i>et al.</i> , 1994	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG
	2198R	Folmer <i>et al.</i> , 1994	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA
28S	28S_F1	Marinho <i>et al.</i> , 2012	GGGAGGAAAAGAACTAACAAGG
	28S_R1	Marinho <i>et al.</i> , 2012	CTGTTTCGGTCTTCCATCAGGG

Os genes nucleares ribossomais, possuem uma grande variedade de taxas de substituição por regiões e porções desses genes podem ser usadas para estimar os relacionamentos dentro de gêneros que divergiram recentemente (Whitfield & Kjer, 2008). Os genes codificadores de proteínas, como CO1 podem ter variações de taxa de substituição por regiões, que servem para uma ampla variedade de propósitos. O CO1 é um gene que mostra alta variabilidade entre espécies, alto ritmo de mutação, sinal filogenético e rapidez e facilidade de uso (Herbert *et al.*, 2003).

- **Extração de DNA, amplificação e sequenciamento.**

O DNA foi extraído de espécimes inteiros preservados em etanol 95% e alguns deles em etanol 80%, mantidos a -20°C. Foram usados unicamente machos devido à maior confiabilidade na identificação do que nas fêmeas.

Os procedimentos de extração, amplificação e visualização de bandas em gel de agarose por eletroforese foram realizados no Laboratório de Biologia Molecular “Danuncia Urban” do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná.

O protocolo de extração de DNA é a partir de proteinase K com concentração de 20mg/ml fornecida em um tampão de armazenamento, no kit de extração Dneasy (Quiagen Inc). Às amostras foram adicionados 180 µl de tampão ATL e 20 µl de proteinase K. Após homogeneização, foram incubadas em uma placa térmica a 55°C por um intervalo de 48 horas. Após o período de incubação, adicionou-se 200 µl do tampão AL e as amostras foram incubadas por mais 10 minutos a 70°C. O DNA foi lavado com 200 µl de etanol 100%. Outras lavagens foram feitas adicionando-se 500 µl do tampão AW1 e 500 µl do tampão AW2. A recuperação e estabilidade do DNA diluído foi garantido mediante a eluição das amostras com 30 µl de tampão AE. Uma posterior diluição foi realizada com mais 30 µl de tampão AE para a obtenção de uma segunda amostra de DNA, mais diluída. O DNA foi armazenado em -80°C.

O protocolo para amplificação dos genes conteve 16.3 µl de dH₂O, 2.5 µl de buffer 10x, 2.5 µl de MgCl₂ (25 mM), 0.5 µl de dNTPs (1 mM cada), 1 µl de primer F (25 pmol/ µl), 1 µl de primer R (25 pmol/µl), 0,2 µl da Taq polimerase (5unidades por µl) e 1 µl do DNA. Os oligonucleotídeos designados como iniciadores (Tabela 2) para amplificar a o Citocromo Oxidase subunidade I (COI) (Folmer *et al.*, 1994) e o 28S (Marinho *et al.*, 2012) foram sintetizados por Macrogen (Seoul, Korea). Os protocolos de amplificação para cada gene no termociclador são apresentados na Tabela 3.

Tabela 3. Protocolos de amplificação para os genes CO1 e 28S no termociclador.

	Paso	°C	Tempo		Paso	°C	Tempo
CO1	1	95	5:00	28S	1	95	3:00
	2	93	0:20		2	95	0:30
	3	50	0:40		3	52	1:00
	4	72	2:00		4	72	2:00
	5	GOTO 2, 32 vezes			5	GOTO 2, 35 vezes	
	6	72	5:00		6	72	2:00
	7	4	Hold		7	4	Hold
	8	fim			8	fim	

Os produtos de PCR foram enviados à empresa Macrogen (Seoul, Korea) onde foram purificados e sequenciados. Cada gene foi sequenciado separadamente para cada um dos iniciadores.

- **Edição das sequências, construção dos contigs e alinhamentos dos nucleotídeos**

A revisão dos cromatogramas das sequências, a montagem e a edição das sequências e a sequência consenso foram realizadas com o auxílio do programa Geneious R7. A edição e consenso das fitas complementares permite a confirmação das identidades das posições nas sequências, e também disponibiliza maior número de bases para as análises filogenéticas.

O alinhamento do gene CO1 foi feito manualmente de acordo com a tradução de aminoácidos e seguindo o método *Jump-starting alignment* (alinhamento a partir de um alinhamento prévio). Este procedimento foi realizado no programa MEGA 5.2 (Tamura *et al.*, 2011). O alinhamento do gene 28S foi realizado *online* no programa Mafft versão 7 (Katoh & Standley, 2013). Regiões com grande variabilidade nos alinhamentos assim como as posições de alinhamento ambíguo foram excluídos das análises usando o programa GBlocks 0.91b no site de análises filogenéticas Phylogeny.fr (Dereeper *et al.*, 2008). Os alinhamentos dos dois genes foram concatenados numa matriz de dados através do programa Winclada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002). Os limites dos conjuntos de dados referentes às sequências dos dois genes foram reconhecidos e identificados em duas partições: o gene mitocondrial CO1, composto pelos caracteres 1-530 correspondente às regiões entre os iniciadores 1490F e 2198R e o gene ribossomal 28S composto pelos caracteres 531-1275 entre os iniciadores 28S_F1 e 28S_R1.

- **Análises filogenéticas**

A matriz de dados concatenados com as duas partições dos genes utilizados foi analisada mediante dois critérios de inferência filogenética: Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana, na tentativa de explorar o sinal filogenético dos dados, usando técnicas com diferentes abordagens estatísticas.

Além das análises realizadas com a matriz de dados moleculares concatenados, foram realizadas também análises individuais de cada gene e com cada abordagem, contudo só serão apresentadas aqui as análises com os dados dos genes concatenados.

Nas presentes análises foram usadas as três posições do códon, embora a variação da taxa de substituição nucleotídica nas duas primeiras posições do códon é menor do que da terceira posição, o que as tornam mais informativas para análises filogenéticas (Page & Holmes, 2006). Foram realizadas análises de teste com e sem a terceira posição na matriz de dados concatenados e topologia permaneceu constante, por isto optou-se por deixar as terceiras posições. Unicamente são apresentadas aqui as análises com as terceiras posições.

Quando uma determinada sequência não foi obtida para algum terminal, na respectiva partição foi codificada como dados faltantes (gaps). O enraizamento foi realizado em *Ophyra aenescens* (Muscidae).

Escolha do modelo de evolução

Para a escolha do modelo de evolução de cada partição foi usado o Critério de Informação Akaike implementado no programa JModelTest (Posada, 2008). Para o gene mitocondrial CO1 o melhor modelo foi GTR+G+I e para o gene ribossomal 28S o T92+G. O jModelTest auxilia na escolha de um modelo de evolução apropriado para os dados onde uma série de testes de razões de máxima verossimilhança (LRTs – *likelihood ratio tests*) são realizados baseados em uma árvore teste de neighbor joining. O modelo GTR+G+I (GTR= *general time reversible model*; Rodríguez *et al.*, 1990; Yang *et al.*, 1994) considera o máximo de variabilidade existente no conjunto de dados, ou seja, a frequência de todas as bases é diferente, bem como todos os seis pares de substituição nucleotídica. O modelo T92+G (Tamura, 1992) leva em conta as diferenças nas taxas de transição e transversão e o viés no conteúdo G+C. As taxas evolutivas entre os sítios são modeladas usando a distribuição gama.

As análises de máxima verossimilhança foram realizadas com o programa Garli v2.0 (Zwickl, 2006) o qual permite a implementação de diferentes modelos de substituição para cada partição de uma mesma matriz. O suporte para os nós foi estimado através de análise de *bootstrap* não paramétrico (Felsenstein, 1985) executado com buscas de 500 réplicas. As análises individuais para cada gene também foram realizadas no Garli usando o modelo indicado para cada gene.

A análise bayesiana foi realizada usando o programa MrBayes v3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). O conjunto de dados foi particionado em duas regiões, correspondentes à do gene mitocondrial CO1 e à do gene ribossomal 28S. As partições foram analisadas sob os mesmos modelos de substituição, GTR, já que é o modelo de evolução mais complexo disponível no programa. O algoritmo MCMCMC (*Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo*) foi utilizado para estimar a probabilidade posterior dos clados encontrados. Os dados foram analisados em duas corridas simultâneas (Nruns=2) por três milhões de gerações (Ngen=3). Para cada geração, quatro cadeias foram executadas (Nchains=4), sendo que 25% das árvores geradas pela primeira cadeia (fria) foram ignoradas (burn-in = 0.25). A frequência de amostragem da cadeia foi ajustada para 100 ciclos, com os filogramas sendo salvos a cada 100 gerações. A convergência foi inferida através da comparação do desvio padrão médio e máximo da probabilidade dos clados (*split frequencies*). Este indica o nível de similaridade entre as topologias obtidas pelas diferentes corridas. As árvores obtidas nas análises de inferência bayesiana, máxima verossimilhança foram visualizadas e editadas no programa FigTree v1.4.0 (Rambaut, 2012).

3.7. Abordagem combinada (dados morfológicos e moleculares)

Matriz combinada

A matriz com dados morfológicos e a matriz concatenada com dados moleculares foram combinadas usando o programa SequenceMatrix (Vaidya *et al.*, 2011).

Análises filogenéticas

As análises filogenéticas com a matriz de dados combinados morfológicos e moleculares (Anexo 1) foram realizadas no programa Mr. Bayes. As matrizes para a construção do arquivo para as análises sofreram modificações, com partições formuladas especificamente para este tipo de análises. Três partições foram

feitas (*Morphology*= 1-131; *COI*= 132-662; *28S*= 663-1406) Os parâmetros usados nesta análise são os seguintes: *nrun*=2, *ngen*=20.000.000, *nchains*=2, *printfreq*=1000, *samplefreq*=1000. Com modelos de evolução diferentes para cada partição: *Morphology*= 1-131, *rates*=gama; *COI*= 132-662 *nst*=6 *rates*=invgamma; *28S*= 663-1406, *nst*=6 *rates*=invgamma.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Abordagem morfológica

Foram construídos 131 caracteres morfológicos, 100 a partir da morfologia (20 da cabeça, 21 do tórax, 15 da asa, 40 das pernas e 4 do abdome) e 31 da terminália. Os caracteres construídos são exclusivos dos machos, já que não existe confiabilidade na identificação das fêmeas, devido a pouca variabilidade interespecífica. Alguns caracteres não foram codificados na matriz devido à falta de dados, principalmente os caracteres da terminália de espécies que não foi possível dissecar por serem espécimes tipo (Anexo 1).

Dos 131 caracteres, 94 são binários e 37 são multiestado. Sesenta e oito caracteres são usados pela primeira vez numa análise cladística de Fanniidae. Alguns desses caracteres novos tinham sido previamente mencionados em trabalhos morfológicos e de fenética (McAlpine, 1989; Chillcott, 1961, Rozkošný *et al.*, 1997) mas não foram usados numa análise cladística. Sesenta e três foram retirados ou modificados com base na filogenia proposta por Domínguez & Roig-Juñent (2008).

4.1.1. Lista de caracteres

A seguir são listados os caracteres de acordo com a matriz de dados. Os índices de consistência (IC) e os índices de retenção (IR) foram estimados sob a única árvore obtida na análise de parcimônia.

Cabeça

0. Cabeça, formato, comprimento relativo à largura: (0) tão longa como larga (arredondada) (Figura 4A); (1) mais longa do que larga (oval) (Figura 4B). Comentários: caráter novo. IC= 50, IR= 92.
1. Cabeça, olho, separação entre os olhos: (0) amplamente separados, dicóptico (Figura 4A); (1) próximos um do outro, holóptico (Figura 4B). Comentários: Caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=85.
2. Cabeça, olho: (0) nu; (1) piloso. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=16, IR=80.
3. Cabeça, pilosidade do olho, densidade: (0) esparsa; (1) espessa. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=75.
4. Cabeça, margem inferior do olho, posição em relação à inserção da vibrisa: (0) no mesmo nível (Figura 4F); (1) abaixo (Figura 4B, E); (2) acima (Figura 4C). Comentários: caráter novo. IC=20, IR=61.
5. Cabeça, inserção da antena, posição em relação à metade dos olhos: (0) muito acima (Figura 4D); (1) no mesmo nível ou um pouco acima (Figura 4E, C). Comentários: modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Autapomorfia para *Euryomma* sp. nov. 1. Caráter compartilhado com o gênero *Australofannia spiniclunis* Pont, 1997, onde a inserção antenal é mais alta do que o habitual (Pont, 1997).
6. Cabeça, escapo, número de cerdas (Figura 4B): (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) 6; (4) 4. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=23, IR=59.
7. Cabeça, cerda orbital superior (Figura 4A): (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=87.
8. Cabeça, cerda orbital inferior (Figura 4A): (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=75.
9. Cabeça, pubescência da arista, comprimento relativo à largura da arista na base: (0) mais longa (Figura 4C); (1) mais curta. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=0.
10. Cabeça, arista, densidade das cerdas: (0) espessa (plumosa) (Figura 4C); (1) esparsa, quase nua (Figura 4D). Comentários: Caráter modificado de Wang *et al.* (2010). IC=100, IR=100.

11. Cabeça, occipício, cerdas occipitais: (0) esparsas (Figura 4C); (1) densas (Figura 4E). Comentários: caráter novo. Cerdas pós-occipitais em Chillcott (1961). IC=25, IR=88.
12. Cabeça, pós-pedicelo, comprimento em relação ao pedicelo: (0) 1,5 vezes; (1) 2-2,5 vezes; (2) 3-3,5 vezes; (3) 5 vezes, alcançando o epistoma (Figura 4D). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=18, IR=43.
13. Cabeça, parafaciália no terço médio, largura em relação à placa fronto-orbital no terço médio: (0) mais estreito (Figura 4A); (1) mais amplo; (2) tão largo como. Comentários: caráter modificado de Pont (1997). Comentários: caráter novo. IC=11, IR=48.
14. Cabeça, parafaciália, cerdas no terço médio: (0) ausentes; (1) presentes (Figura 4B). Comentários: caráter novo. IC=20, IR=63.
15. Cabeça, parafaciália no terço superior, cerdas: (0) ausentes; (1) presentes (Figura 4A). Comentários: caráter novo. IC=50, IR=92.
16. Cabeça, margem da parafaciália, cerdas: (0) ausentes; (1) presentes (Figura 4A). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=100, IR=100.
17. Cabeça, margem facial, projeção anterior: (0) ausente; (1) presente (Figura 4F). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=12, IR=69.
18. Cabeça, margem facial, projeção anterior: (0) fraca (Figura 4C, E); (1) forte (Figura 4F). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=14, IR=44.
19. Cabeça, palpo, cor: (0) castanho; (1) completamente amarelo; (2) amarelo na base e castanho no ápice; (3) castanho na base e amarelo no ápice. Comentários: caráter novo. IC=28, IR=54.

Tórax

20. Tórax, escudo, listras: (0) ausentes (Figura 5A); (1) presentes (Figura 5B). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=14, IR=75.
21. Tórax, escudo, número de listras quando presentes: (0) 1; (1) 2; (2) 3 (Figura 5B); (3) 5. Comentários: caráter novo. IC=37 IR=50.
22. Tórax, escudo, cerdas acrosticais pré-suturais (Figura 5C): (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=50, IR=50.
23. Tórax, escudo, cerdas acrosticais pós-suturais (exceto as cerdas prescutelares) (Figura 5C): (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter novo. IC=50, IR=50.
24. Tórax, escudo, cerdas pré-suturais dorsocentrals (Figura 5C): (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
25. Tórax, escudo, primeira cerda dorsocentral pré-sutural, comprimento em relação à segunda cerda dorsocentral pré-sutural: (0) mais curta, a metade de comprimento; (1) mais longa, mais do que a metade; (2) igual. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=16, IR=54.

26. Tórax, escuto, número de cerdas dorsocentrals pós-suturais (Figura 5C): (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) 4. Comentários: caráter novo. IC=66, IR=0. Sinapomorfia para Fanniidae.
27. Tórax, escuto, número de cerdas intra-alares pós-suturais (Figura 5C): (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) 0. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=66, IR=50. Sinapomorfia para Fanniidae.
28. Tórax, escuto, cerdas pós-pronotais (Figura 5C), número: (0) 3; (1) 4; (2) 1; (2). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=50, IR=93. Sinapomorfia para Fanniidae.
29. Tórax, escuto, sétulas do lóbulo pós-pronotal, densidade: (0) esparsas; (1) densas, cobrindo a superfície do lóbulo. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=16, IR=81.
30. Tórax, escuto, sétulas do lóbulo pós-pronotal, comprimento: (0) curtas; (1) longas. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=12, IR=74.
31. Tórax, escuto, cerdas prealares (Figura 5C), número: (0) 1; (1) 2. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=16, IR=37.
32. Tórax, escuto, cerda prealar posterior (Figura 5C), comprimento em relação à cerda anterior prealar: (0) igual; (1) mais longa; (2) mais curta. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=42.
33. Tórax, cerdas do proepímero (Figura 6A), formato: (0) curvadas; (1) ápice em gancho. Comentários: caráter novo. IC=7, IR=42.
34. Tórax, proepímero, sétulas: (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=20, IR=76.
35. Tórax, sétulas do proepímero, quantidade: (0) uma; (1) poucas; (1) muitas. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=45.
36. Tórax, proepisterno, cerdas em frente ao espiráculo: (0) ausentes; (1) presentes (Figura 6A). Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
37. Tórax, catepisterno (Figura 6A), número de cerdas: (0) 2; (1) 3. Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
38. Tórax, sétulas do catepisterno, quantidade: (0) muitas; (1) poucas. Comentários: caráter novo. IC=25, IR=88.
39. Tórax, catepisterno, espinho ventral forte: (0) ausente; (1) presente (Figura 6A). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=100, IR=100.
40. Tórax, espiráculo metatorácico, cerdas na margem: (0) ausentes; (1) presentes (Figura 6A). Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Fanniidae.

41. Tórax, disco escutelar (Figura 5C), cerdas: (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter novo. IC=9, IR=61.

Asa

42. Asa, microtriquias nas superfícies dorsal e ventral, comprimento: (0) curtas, o padrão comum em Fanniidae; (1) longas. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Euryomma* sp. nov.1.
43. Asa, veia R_1 na superfície dorsal, cerdas: (0) ausentes; (1) presentes (Figura 6B). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Euryomma* sp. nov. 1.
44. Asa, veia R_1 na superfície ventral, cerdas: (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Euryomma* sp. nov. 1.
45. Asa, veia costal, quebra subcostal (Figura 6B): (0) presente; (1) ausente. Comentários: caráter novo. IC= 50, IR=75.
46. Asa, veia subcostal, espinho na área costal: (0) ausente; (1) presente (Figura 6B). Comentários: caráter novo. IC= 50, IR=50.
47. Asa, veia subcostal, formato na metade apical: (0) curvada (Figura 6B, C, E); (1) reta (Figura 6D). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Reta, sinapomorfia para Muscidae.
48. Asa, veia A_2 , trajeto em relação à veia anal A_1 : (0) reta (Figura 6D); (1) fortemente curvada (Figura 6E); (2) fracamente curvada (Figura 6B, C). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC= 66, IR=50. Sinapomorfia para Fanniidae.
49. Asa, veias anais A_1 e A_2 , junção da extensão imaginária: (0) ausente (Figura 6D); (1) presente (Figura 6B, C, E). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Sinapomorfia para Fanniidae.
50. Asa, veias A_1 e A_2 , ponto de junção da extensão imaginária em relação à margem de asa: (0) na margem (Figura 6B); (1) longe (Figura 6E); (2) perto (Figura 6C). Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
51. Asa, cor: (0) hialina; (1) amarelada; (2) acastanhada. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=15, IR=66.
52. Asa, cor na margem superior, mais escura entre a primeira, a segunda e a terceira veias radiais: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=16, IR=76.
53. Asa, cor, veias transversais com manchas escuras: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. IC=33, IR=50.
54. Asa, halter, cor: (0) esbranquiçado; (1) amarelado; (2) castanho-escuro a preto. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=20, IR=77.

55. Asa, caliptra inferior, formato: (0) oval; (1) alongada. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=14, IR=40.
56. Asa, ápice, formato: (0) arredondada (Figura 6B, C); (1) alongada (Figura 6E). Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.

Pernas

57. Perna, coxa anterior, espinho: (0) ausente; (1) presente (Figura 6A). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 11.
58. Perna, fêmur anterior, cor: (0) completamente castanho ou mais escuro; (1) castanho-claro com o ápice amarelado; (2) escuro com o ápice amarelado; (3) amarelo. Comentários: caráter novo. IC=17, IR=53.
59. Perna, tíbia anterior, com cerda modificada (com formato de folha): (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 10.
60. Perna, tarso anterior, formato dos tarsômeros: (0) cilíndricos (padrão comum em Fanniidae); (1) achatados (Figura 7A). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=70.
61. Perna, tarso anterior, tarsômeros achatados (Figura 7A): (0) de 2 a 5; (1) de 3 a 5; (2) de 4 a 5; (3) apenas 5. Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
62. Perna, tarso anterior, cor: (0) castanho; (1) branco-amarelado ou parcialmente. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=50, IR=75.
63. Perna, tarso anterior, tarsômeros branco-amarelados ou parcialmente: (0) do 1 ao 5; (1) do 1 ao 4; (2) do 1 ao 3; (3) do 4 ao 5. Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
64. Perna, segundo tarsômero anterior, com espinho ventral forte: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 7.
65. Perna, segundo tarsômero, superfície ventral, grupo de cerdas formando um pente: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para (*Fannia* sp. nov. 2 + *Fannia* sp. nov. 3.) IC=100, IR=100.
66. Perna, coxa média, superfície anterior, cerdas fortes tipo gancho (Figura 6A): (0) presentes; (1) ausentes. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Autapomorfia para *Fannia scalaris*.
67. Perna, coxa média, superfície ventral com espinho: (1) ausente; (2) presente (Figura 6A). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 11.
68. Perna, fêmur médio, superfície postero-ventral, fileira de cerdas (1) ausente; (2) presente. Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Fanniidae.

69. Perna, fêmur médio, superfície ventral no terço médio, tufo de cerdas fortes e curtas: (0) ausente; (1) presente (Figura 7C). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia scalaris*.
70. Perna, fêmur médio, superfície antero-ventral no terço médio, com quilha curvada: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia scalaris*.
71. Perna, tíbia média, superfície postero-ventral, cerdas apicais modificadas (ornamentações): (0) ausente; (1) presente (Figura 7B). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 1.
72. Perna, tíbia média, alargada na metade apical: (0) ausente; (1) presente (Figura 7B). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Sinapomorfia para Fanniidae.
73. Perna, tíbia média, superfície ventral, pubescência: (0) ausente; (1) presente (Figura 7B). Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Fanniidae.
74. Perna, tíbia média, pubescência na superfície ventral, quantidade: (0) pouca (esparsa); (1) muita (espessa) (Figura 7B). Comentários: caráter novo. IC=20, IR=63.
75. Perna, tíbia média, pubescência na superfície ventral, comprimento em relação à largura de tíbia: (0) curta, menor que a largura da tíbia (Figura 7B); (1) longa, quase a largura ou da largura da tíbia. Comentários: caráter novo. IC=11, IR=68.
76. Perna, tíbia média, superfície dorsal, formato: (0) reta (Figura 7B); (1) curvada (Figura 7C). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=62.
77. Perna, tíbia média, superfície ventral, protuberância basal: (0) ausente (Figura 7C); (1) presente. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=91.
78. Perna, tíbia média, protuberância basal na superfície ventral: (0) fraco; (1) forte. Comentários: caráter novo. IC=25, IR=66.
79. Perna, tarso médio, tarsômero basal na superfície ventral, cerdas fortes: (0) ausente; (1) presente (Figura 7B). Comentários: caráter novo. IC=50, IR=50.
80. Perna, tíbia posterior, cor: (0) castanha; (1) castanha, parcialmente amarela na base (Figura); (2) amarela, parcialmente castanha na base; (3) amarelo. Comentários: caráter novo. IC=25, IR=43.
81. Perna, tíbia posterior, superfície antero-ventral, cerdas: (0) ausente; (1) presente (Figura 7D). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 11.
82. Perna, tíbia posterior, superfície antero-ventral, número de cerdas: (0) 1-2; (1) 3-4; (2) 5-6. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=18, IR=35.
83. Perna, tíbia posterior, superfície ventral, série de cerdas longas: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Autapomorfia para *Fannia pusio*.
84. Perna, tíbia posterior, superfície antero-dorsal, cerda longa: (0) ausente; (1) presente (Figura 7D). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Sinapomorfia para Fanniidae.

85. Perna, tíbia posterior, superfície antero-dorsal no terço médio (Figura 7D), número de cerdas: (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) fileira de cerdas. Comentários: caráter novo. IC=25, IR=52.
86. Perna, coxa posterior, margem posterior no ápice, cerdas: (0) ausentes (Figura 7F); (1) presentes (Figura 7D). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=10, IR=47.
87. Perna, coxa posterior, cerdas no ápice da margem posterior, número: (0) 1; (1); 2 (Figura 7D); (2) 3. Comentários: caráter novo. IC=20, IR=52.
88. Perna, coxa posterior, superfície ventral, cerdas fortes e longas com formato de gancho: (0) ausente; (1) presente (Figura 6A). Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia* sp. nov. 7.
89. Perna, fêmur posterior, formato: (0) reto (Figura 7D); (1) fracamente curvado (Figura 7E); (2) fortemente curvado. Comentários: caráter novo. IC=28, IR=64.
90. Perna, fêmur posterior, superfície ventral, protuberância pré-apical: (0) ausente (Figura 7D); (1) presente (Figura 7E). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=11, IR=63.
91. Perna, fêmur posterior, superfície postero-ventral, protuberância pré-apical: (0) ausente; (1) presente (Figura 7E). Comentários: caráter novo. IC=16, IR=70.
92. Perna, fêmur posterior, superfície posterior, protuberância pré-apical: (0) ausente; (1) presente (Figura 7F). Comentários: caráter novo. IC=16, IR=70.
93. Perna, fêmur posterior, metade ventral apical com tufo de cerdas: (0) ausente; (1) presente (Figura 7F). Comentários: caráter novo. IC=16, IR=80.
94. Perna, fêmur posterior, tufo de cerdas antero-ventrais, comprimento das cerdas em relação à largura do fêmur: (0) inferior; (1) igual; (2) 1,5-2 vezes (Figura 7D); (3) mais de 2 vezes (Figura 7E). Comentários: caráter novo. IC=30, IR=36.
95. Perna, fêmur posterior, superfície ventral, tufo de cerdas formando um gancho forte: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia grandis*.

Abdome

96. Abdome, sintergito 1+2 e tergito 3, amarelo-transparente: (0) presente; (1) ausente. Comentários: caráter novo. IC=50, IR=50.
97. Abdome, esternito 1, sétulas: (0) ausentes; (1) presentes. Comentários: caráter novo. IC=25, IR=82. Sinapomorfia para Fanniidae.
98. Abdome, sétulas do esternito 1, quantidade: (0) poucas; (1) muitas. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=60.
99. Abdome, superfície ventral acima da terminália, tufo de cerdas desenvolvidas e sobrepostas: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Autapomorfia para *Fannia sutagao*.

Terminália do macho

100. Terminalia, esternito 5, lóbulos laterais apicais, comprimento: (0) curtos (Figura 8A); (1) longos (Figura 8B). Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para *Euryomma*. IC=100, IR=100.
101. Terminália, esternito 5, lóbulos laterais apicais, comprimento em relação ao comprimento da base do esternito: (0) mais curto (Figura 8C); (1) mais longo (Figura 8B). Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100.
102. Terminália, esternito 5, forma da área basal: (0) reta (Figura 8A); (1) dividida (Figura 8B,C). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=50, IR=85.
103. Terminália, margem basal do esternito 5, forma (em espécies com esternito 5 não dividido): (0) reta (Figura 8A); (1) côncava (Figura 8D). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=20, IR=50.
104. Terminália, esternito 5, comprimento em relação à largura: (0) muito mais largo do que longo (Figura 8A); (1) tão largo como longo (Figura 8E); (2) mais longo do que largo (Figura 8D). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=33.
105. Terminália, esternito 5, posição das cerdas: (0) nos lóbulos apicais laterais (Figura 8A); (1) nos lóbulos laterais apicais e na linha central (Figura 8E); (2) somente na linha central (Figura 8D, F); (3) em toda a estrutura. Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=70.
106. Terminália, cerdas dos lóbulos laterais apicais, formato de cerda: (0) espinho (Figura 8B); (1) cerda forte (Figura 8C); (2) cerda comum (Figura 8A). Comentários: caráter novo. IC=66, IR=50.
107. Terminália, epândrio, processos basais longos: (0) ausentes (Figura 9A); (1) presentes (Figura 9B). Comentários: caráter novo. IC=16, IR=61.
108. Terminália, placa cercal, grau de fusão dos cercos: (0) cercos fundidos até a metade anterior da placa (Figura 9A); (1) cercos fundidos até a metade posterior da placa, não completamente (Figura 9E); (2) cercos completamente fundidos formando a placa. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=18, IR=52.
109. Terminália, placa cercal, comprimento em relação à base do epândrio: (0) curta, não chegando à base do epândrio (Figura 9B); (1) chegando até a base do epândrio (Figura 9C); (2) mais longa, passando a base do epândrio (Figura 9A). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=8, IR=28.
110. Terminália, processo baciliforme: (0) ausente (Figura 9A); (1) presente (Figura 9E). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=14, IR=75.
111. Terminália, processo baciliforme, número de processos: (0) 1 (Figura 9B); (1) 2 (Figura 9C). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=66.

112. Terminália, processo baciliforme, formato: (0) espiral (Figura 9E); (1) gancho (Figura 9C); (2) reto (Figura 9F). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=28, IR=37.
113. Terminália, surstilo, processo lateral: (0) ausente (Figura 9B); (1) presente (Figura 9A). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=100, IR=100.
114. Terminália, surstilo, conexão com o epândrio: (0) articulado (Figura 9B); (1) fundido (Figura 9A). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=33, IR=66.
115. Terminália, surstilo, comprimento em relação ao epândrio: (0) mais longo (Figura 9D, F); (1) tão longo (Figura 9E); (2) mais curto (Figura 9A). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=13, IR=43.
116. Terminália, surstilo, porção basal interna, ornamentações: (0) ausentes (Figura 9A); (1) presentes (Figura 9B). Comentários: caráter novo. IC=33, IR=0.
117. Terminália, surstilo, extensão da conexão ao braço hipandrial: (0) conectado desde a base anteromedial; (1) conectado desde a extremidade posterior. Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Muscidae.
118. Terminália, hipândrio, projeções longas basais: (0) ausente (Figura 10A); (1) presente (Figura 10B, D). Comentários: caráter novo. IC=100, IR=100. Sinapomorfia para *Euryomma*.
119. Terminália, braços hipandriais, largura em relação ao edeago: (0) finos, quase da mesma largura do edeago (Figura 10A); (1) mais largo que o edeago (Figura 10C). Comentários: caráter novo. IC=25, IR=57.
120. Terminália, edeago, tamanho: (0) desenvolvido (Figura 10A, B); (1) reduzido (Figura 10C). Comentários: caráter novo. IC=50, IR=95.
121. Terminália, edeago, textura: (0) esclerotinado; (1) membranoso (Figura 10C). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=50, IR=94.
122. Terminália, edeago, direção: (0) anteriormente dirigido; (1) posteriormente dirigido. Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Fanniidae.
123. Terminália, gonópodo, reduzido e fundido ao hipândrio: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Fanniidae.
124. Terminália, basifalo: (0) ausente (Figura 10C); (1) presente (Figura 10A, B). Comentários: caráter novo. IC=50, IR=95.
125. Terminália, epifalo: (0) presente (Figura 10A, B); (1) ausente (Figura 10C). Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=81.
126. Terminália, apódema edeagal, formato: (0) sem formar um tubo (Figura 10C); (1) formando um tubo. Comentários: caráter retirado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Sinapomorfia para Muscidae.

127. Terminália, posgonito (parâmero): (0) ausente (Figura 10D); (1) presente (Figura 10A). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). IC=25, IR=57.
128. Terminália, posgonito (parâmero), comprimento: (0) curto; (1) alongado (Figura 10A). Comentários: caráter modificado de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Sinapomorfia para o subgrupo *pusio* de *Fannia*. IC=100, IR=100.
129. Terminália, apódema ejaculatório: (0) presente; (1) ausente. Comentários: caráter retirado de de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Sinapomorfia para Fanniidae.
130. Terminália, gonóstilo: (0) ausente; (1) presente. Comentários: caráter novo. Sinapomorfia para Muscidae.

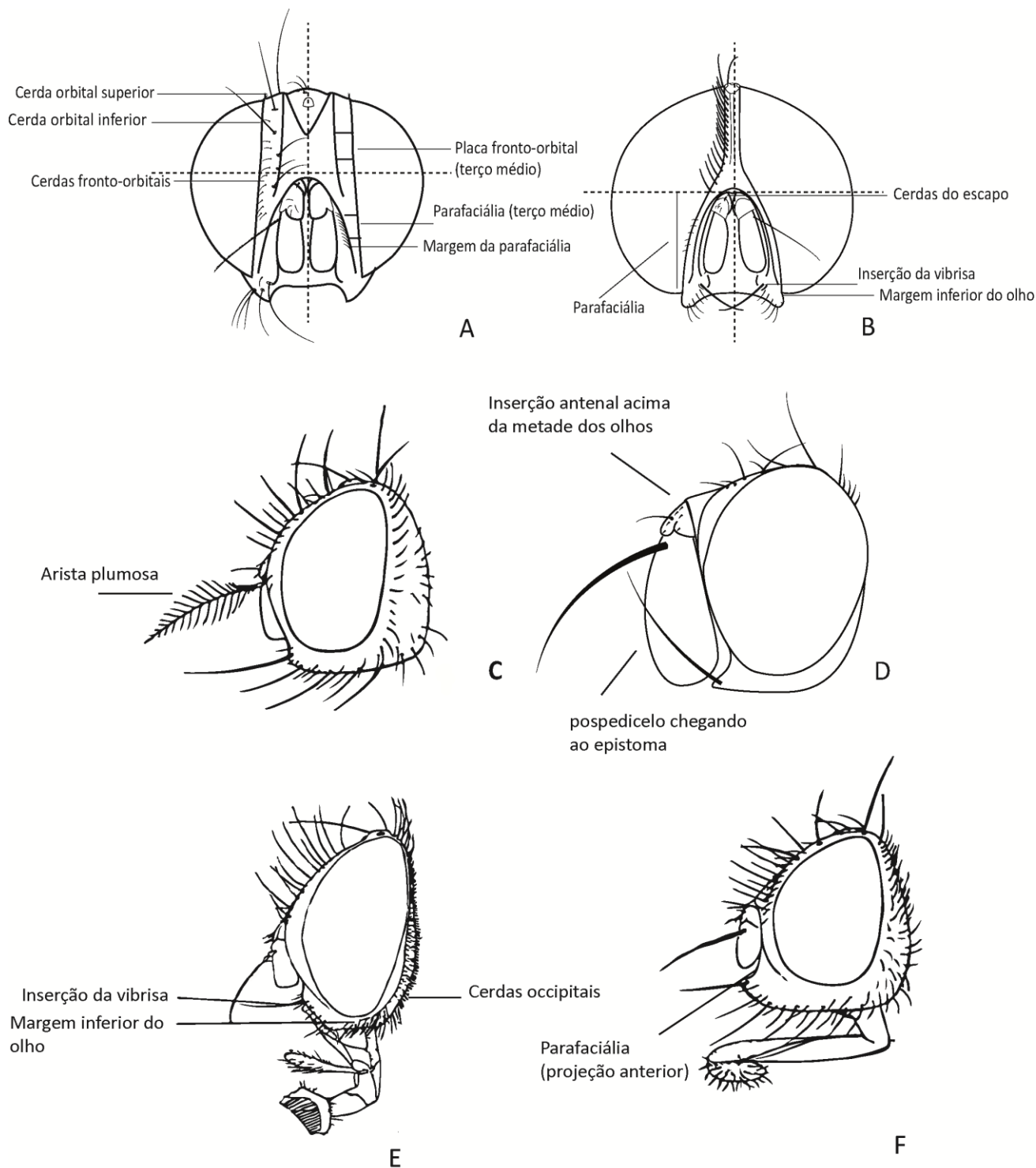


Figura 4. Desenhos esquemáticos das estruturas da cabeça em Fanniidae. A. Cabeça de *Euryomma*, vista frontal; B. Cabeça de *Fannia*, vista frontal; C. Cabeça de *Piezura*, vista lateral (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); D. Cabeça de *Euryomma* sp. nov.1, vista lateral; E. Cabeça de *Fannia*, vista lateral (adaptado de Chillcott, 1961); F. Cabeça de *Fannia*, vista lateral (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997).

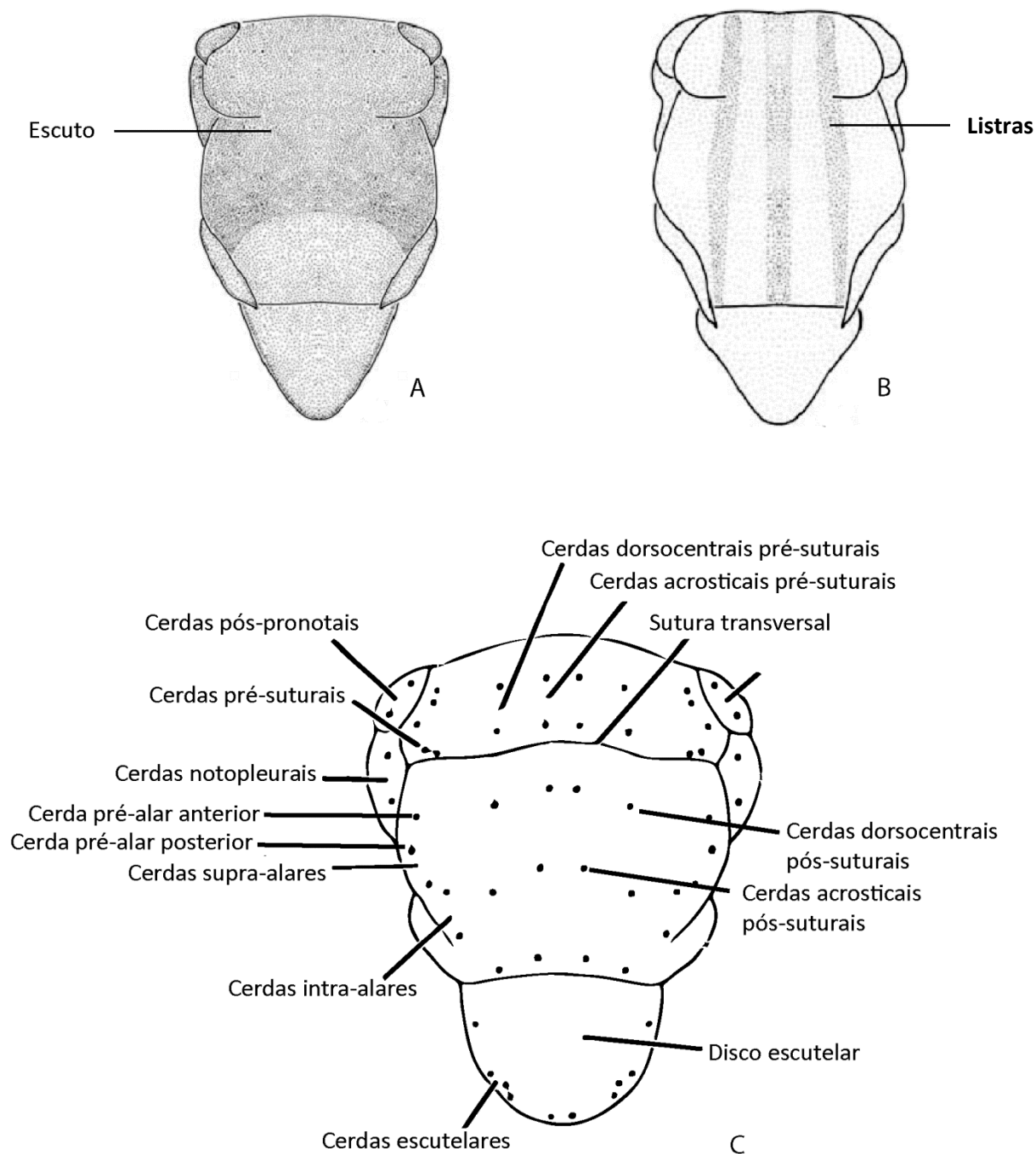


Figura 5. Desenhos esquemáticos das estruturas do tórax de Fanniidae em vista dorsal. A. *Fannia penicillaris* (adaptado de Wendt & Carvalho, 2009); B. *Fannia canicularis* (adaptado de Wendt & Carvalho, 2009); Cerdas torácicas (adaptado de Borror & White, 1970).

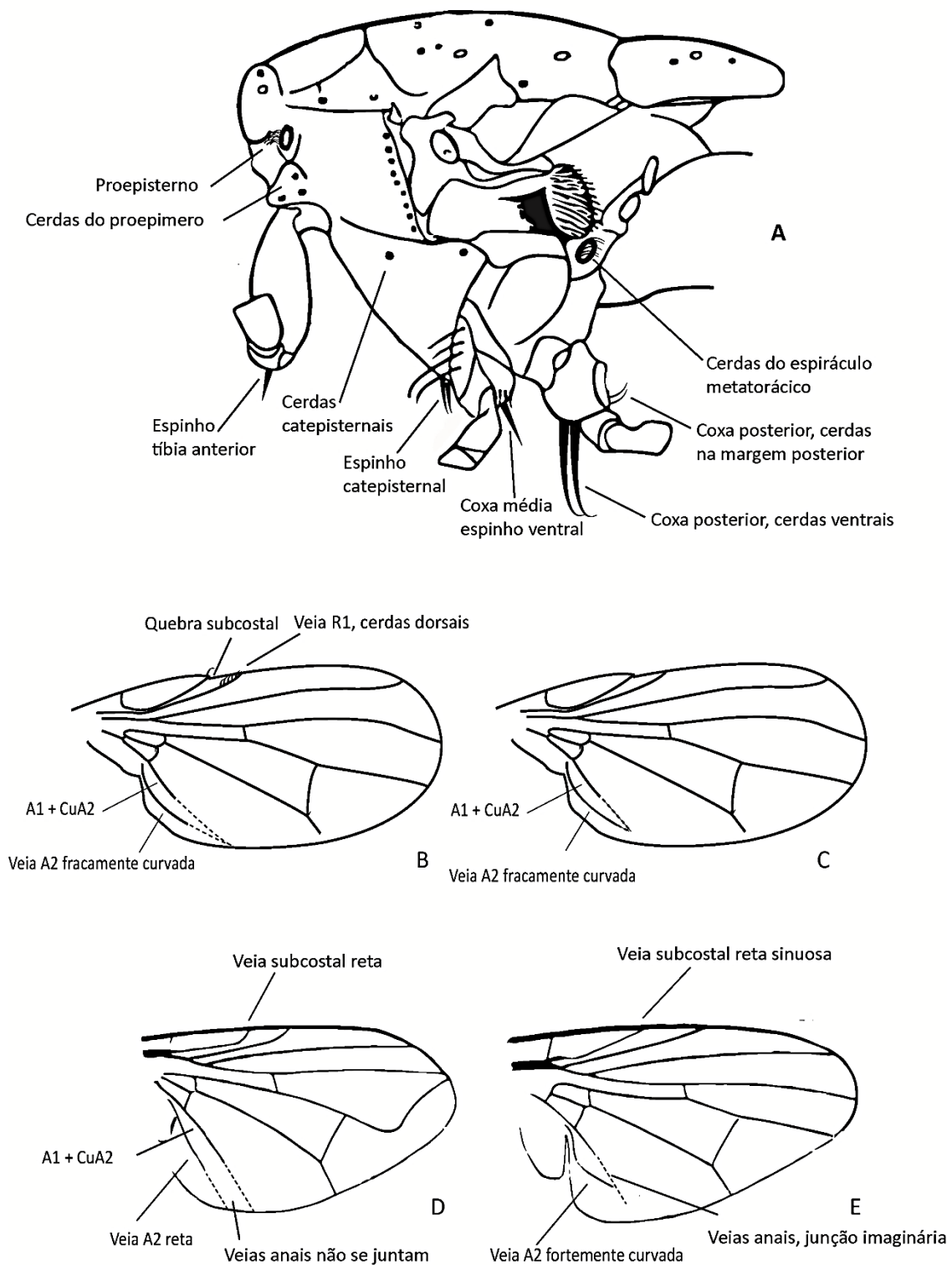


Figura 6. Desenhos esquemáticos das estruturas do tórax e a asa de Fanniidae. A. Tórax, vista lateral (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); B. Asa de *Euryomma*; C. Asa de *Euryomma* sp. nov. 1; D. Asa de Muscidae (adaptado de Borror & White, 1970); E. Asa de *Fannia* (adaptado de Borror & White, 1970).

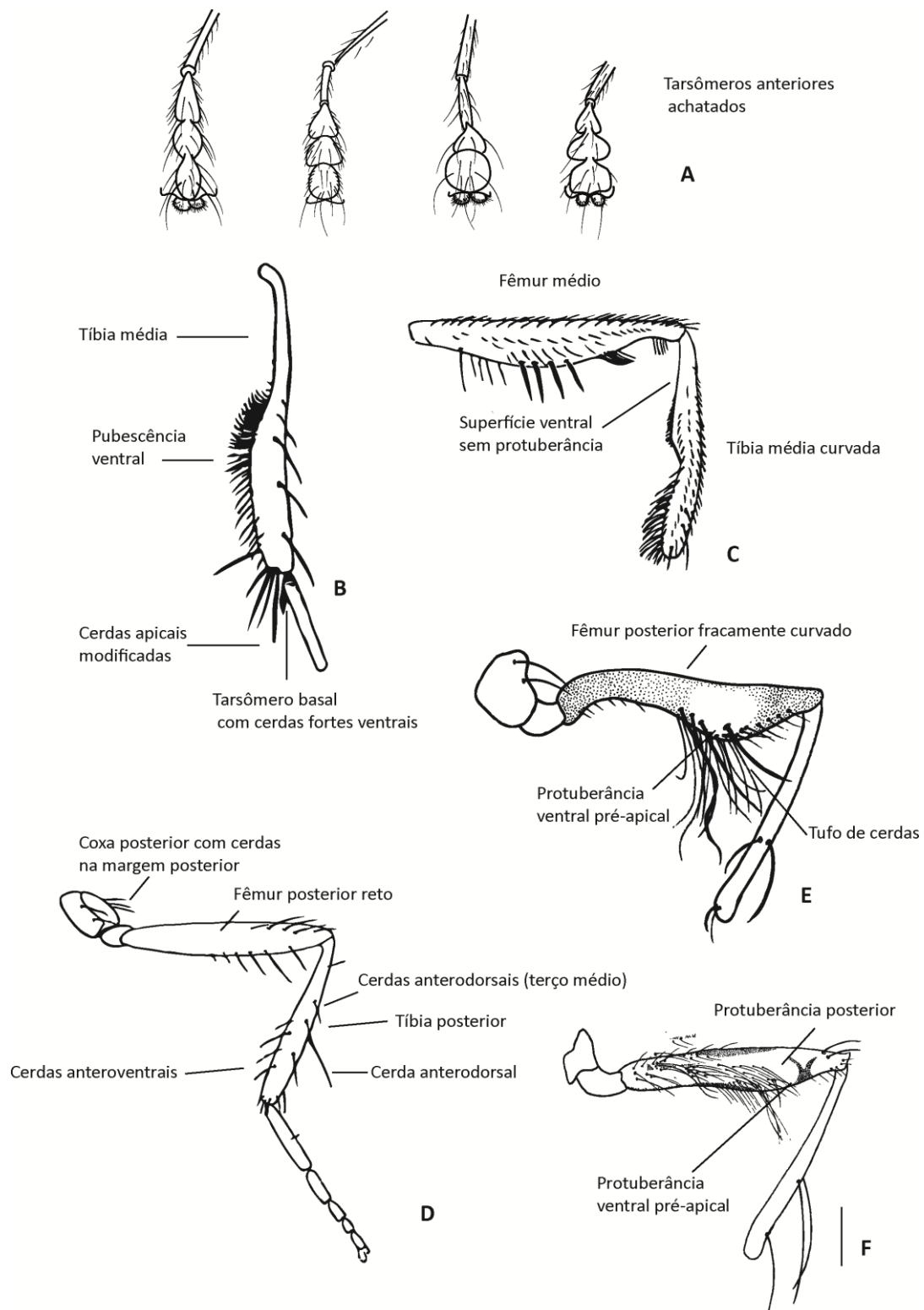


Figura 7. Desenhos esquemáticos das estruturas das pernas de Fanniidae. A. *Fannia*, tarso anterior, tarsômeros achatados; B. *Fannia*, tíbia média, vista anterior (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); C. *Fannia*, perna média, vista anterior (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); D. *Fannia*, perna posterior (adaptado de Rozkošný *et al.*, 1997); E. *Fannia*, perna posterior, vista anterior; F. *Fannia*, perna posterior, vista posterior.

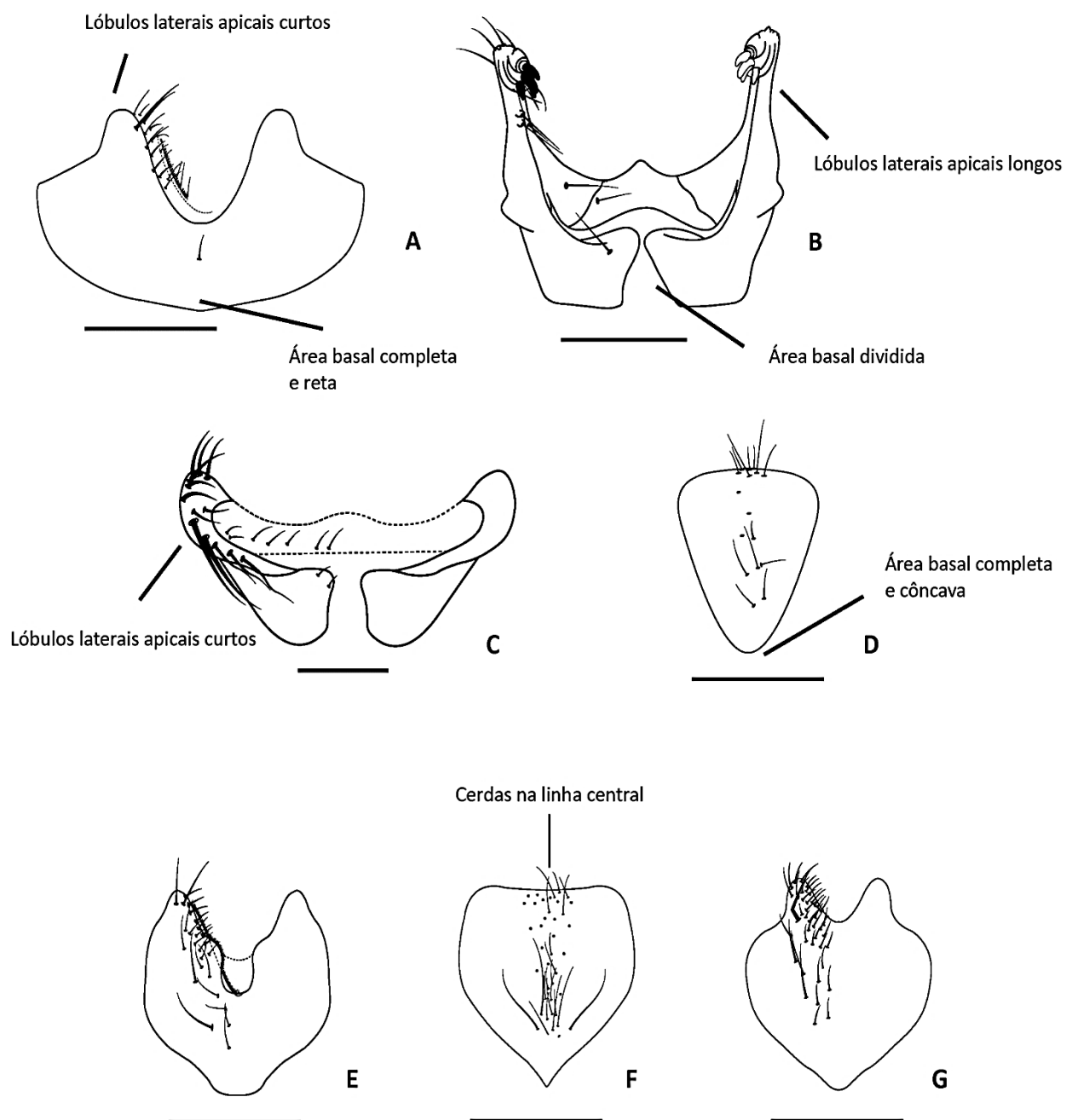


Figura 8. Esternito 5 de Fanniidae (Diptera). A. *Fannia sutagao*; B. *Euryomma chitarera*; C. *Euryomma aburrae*; D. *Fannia embera*; E. *Fannia katios*; F. *Fannia chibcha*; G. *Fannia dorsomaculata*. Desenhos adaptados de Grisales *et al.* 2012 a, 2012b.

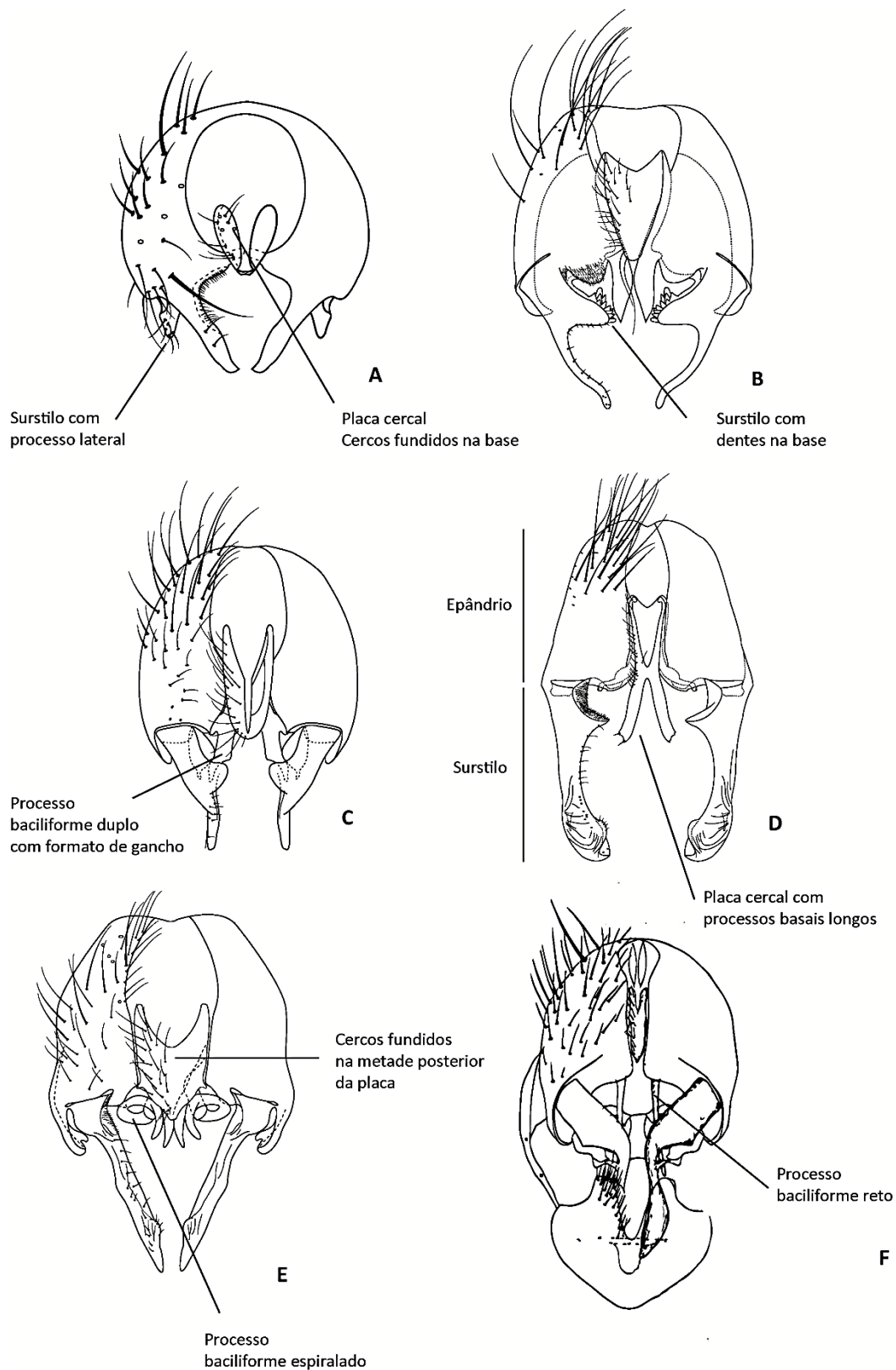


Figura 9. Desenhos esquemáticos do epândrio de Fanniidae. A. *Fannia pusio*; B. *Fannia sumapaz*; C. *Fannia dorsomaculata*; D. *Fannia sutagao*; E. *Fannia grandis*; F. *Fannia arcuata* (adaptado de Chillcott, 1961).

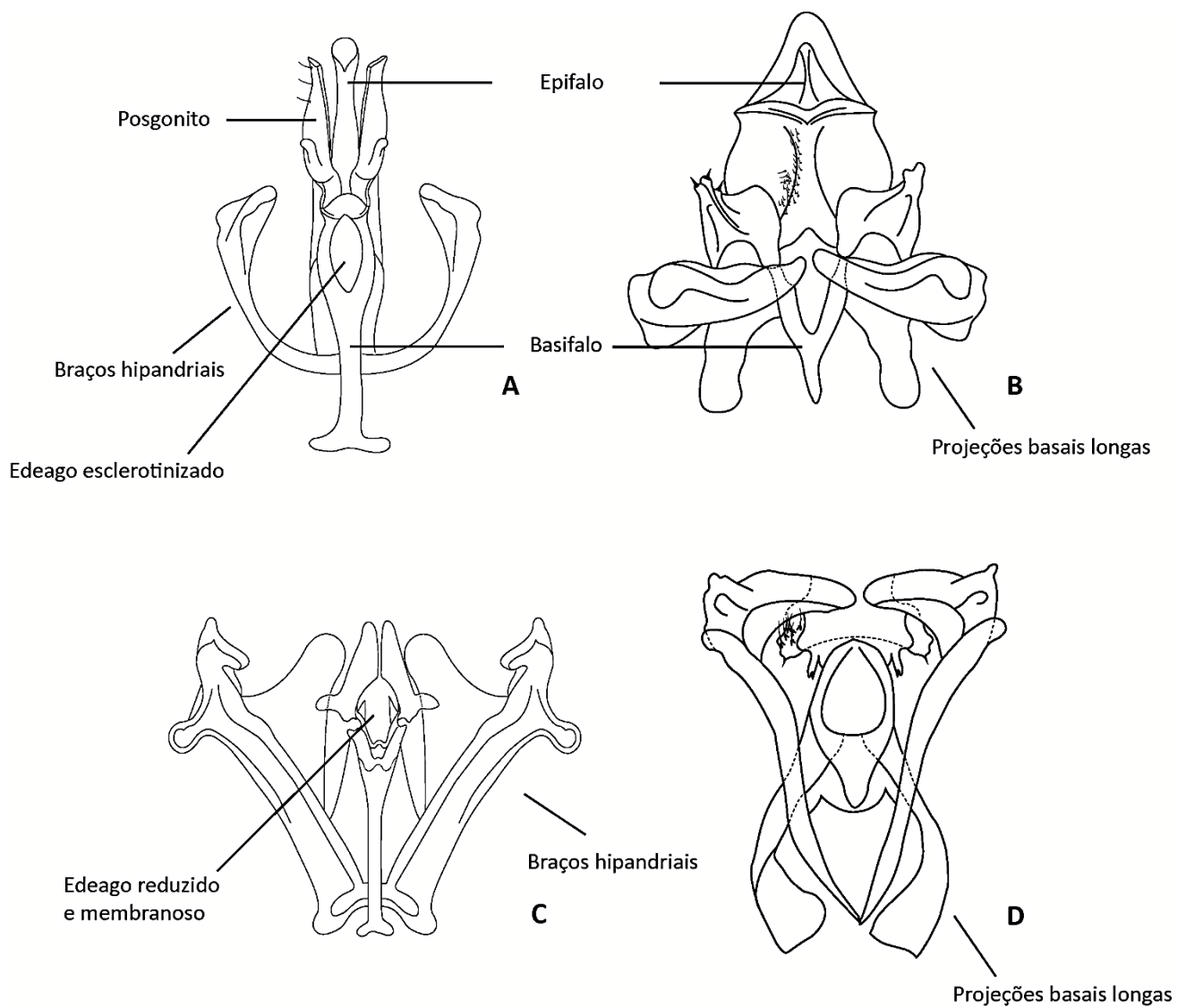


Figura 10. Desenhos esquemáticos do hipândrio de Fanniidae. A. *Fannia chibcha*; B. *Fannia muisca*; C. *Fannia grandis*; D. *Euryomma cornuatum*. Desenhos adaptados de Grisales *et al.* 2012 a, 2012b.

4.1.2. Análises filogenéticas

As análises de parcimônia com os dados morfológicos foram rodadas com o valor de k , dado pelo *script Setk*. Este valor foi $k = 10.717774$. Para deixar menos arbitrária a escolha deste valor foram testados valores de k variando de 1 a 20 nesse trabalho. As topologias foram confrontadas com a topologia dada com a análise com $k = 10.717774$, e o resultado foi que a partir do $k=7$ a topologia ficou estável, sendo a mesma dada pelo $k = 10.717774$. As topologias com os valores de $k=1-6$ apresentaram algumas inconsistências que não refletem possíveis relacionamentos entre as linhagens estudadas. A topologia dada pelo valor do *script*, representa a topologia mais estável (Figura 11).

O resultado foi uma árvore com comprimento $[L] = 594$, Índice de Consistência $[IC] = 28$ e Índice de Retenção $[IR] = 68$ (Figura 11). A reamostragem de clados com os três métodos de suporte mostra valores baixos para quase todos os clados, com exceção de alguns bem definidos e com suportes maiores de 50 % de probabilidade (Figura 11). A análise de frequências de reamostragem simétrica e Jackknife apresentaram melhores valores de suporte e melhor definição dos clados do que a análise com bootstrap. Foram recuperados dois clados maiores (Clados 1 e 2) e no Clado 2 três clados internos A e B. Outros clados menores dentro do Clado 2 foram recuperados (Figura 11).

Os resultados do presente trabalho mostram que muitos estados de caráter dos caracteres construídos são homoplásicos, como demonstrado por Domínguez & Roig-Juñent (2008). Os caracteres que sempre foram considerados importantes para caracterizar os grupos de espécies se encontram em diversos clados, o que demonstra que são estados de caráter que surgiram por convergência ou paralelismo ao longo da história evolutiva do grupo. Não obstante, é necessário o uso de caracteres homoplásicos para inferir os relacionamentos entre gêneros e espécies de Fanniidae para recuperar certos clados, porque eles agrupam e dão estrutura à topologia. A maioria destes caracteres apresenta um índice de retenção relativamente alto ($IR \geq 50$), o que indica que aportam informação filogenética e podem ser úteis para agrupar tanto no nível genérico quanto de espécie.

O cladograma apresentado aqui mostra dois clados bem definidos, o Clado 1 (subgrupo *canicularis* de *Fannia* + subgrupo *pusio* de *Fannia* (subgrupo *petrocchia* de *Fannia* (*Piezura* (*Euryomma*)))) como grupo-irmão do Clado 2, onde se encontram a maioria de espécies de *Fannia* usadas nesse trabalho (Figura 11).



Figura 11. Análise cladística com dados morfológicos de Fanniidae Neotropical, com ênfase nas linhagens do componente noroeste. Cladograma obtido sob pesagem implícita de caracteres ($k = 10.717774$). Comprimento da árvore [L] = 594, Índice de Consistência [IC] = 28 e Índice de Retenção [IR] = 68. Os valores para as frequências GC (*symmetric resampling*), Jackknife e Bootstrap Poisson são mostrados embaixo dos ramos. Ramos sem valores são aqueles que colapsaram ou foram realocados na análise de reamostragem.

Relações entre os gêneros *Euryomma*, *Fannia* e *Piezura* (Clado 1, Figuras 11 e 12)

Fannia, grupo parafilético

O gênero *Fannia* não foi recuperado como monofilético, já que os subgrupos *pusio* e *petrocchiae* do grupo *canicularis* de *Fannia* formam um clado separado junto com *Piezura* e *Euryomma* (Figura 12). Este clado está suportado por uma sinapomorfia, a presença de epifalo (caráter 125, estado 0, Figura 10A, B) e duas homoplasias: cerdas occipitais esparsas (caráter 11, estado 0) e sétulas do lóbulo pós-pronotal esparsas (caráter 29, estado 0).

A parafilia de *Fannia* recuperada nesse trabalho discorda dos resultados de Domínguez & Roig-Juñent (2008), onde a monofilia foi suportada por 10 sinapomorfias. De acordo com Chillcott (1961), *Fannia* não pode ser um gênero monofilético, porque as espécies do grupo *canicularis* de *Fannia*, junto com *Euryomma* e *Piezura* foram o primeiro grupo a divergir, formando um grupo separado do resto de *Fannia* (Clado 2). Apesar do autor ter construído esta hipótese sobre uma análise de Índice de divergência (Figura 2), as análises filogenéticas realizadas no presente trabalho corroboram esta hipótese.

Para Chillcott (1961) há evidência considerável que suporta a hipótese de agrupamento desses clados, com a perda do processo baciliforme, a esclerotinização do edeago e os posgonitos e o dimorfismo sexual. Apesar desse autor considerar estes caracteres como forte evidência de agrupamento, no presente trabalho não foram recuperados como sinapomorfias para o Clado 1. O processo baciliforme presente (caráter 110, estado 1, Figura 9E) e o edeago membranoso (caráter 121, estado 1, Figura 10C) são caracteres homoplásicos e suportam o Clado 2 (*Fannia*).

O grupo *canicularis* de *Fannia* está formado na região Neotropical, pelos subgrupos *canicularis*, *pusio* e *petrocchiae* (Seago, 1954; Albuquerque *et al.*, 1981), mas segundo os resultados obtidos nesse estudo e corroborado também por Domínguez & Roig-Juñent (2008) o grupo *canicularis* não é um grupo monofilético.

Fannia canicularis na presente análise é o grupo-irmão do subgrupo *pusio* (*F. pusio* (*F. embera* + *F. chibcha*)) suportado pela presença de surstilo com processo lateral (caráter 113, estado 1, Figura 9A). Este clado é o grupo-irmão do clado (subgrupo *petrocchiae* (*Piezura* + *Euryomma*)), suportado por uma sinapomorfia: veia costal com quebra subcostal (caráter 45, estado 0, Figura 6B) e duas homoplasias: primeira dorsocentral pré-sutural mais curta que a metade da segunda cerda dorsocentral pré-sutural (caráter 25, estado 0) e tíbia posterior na superfície antero-dorsal com uma cerda no terço médio (caráter 85, estado 0, Figura 7D).

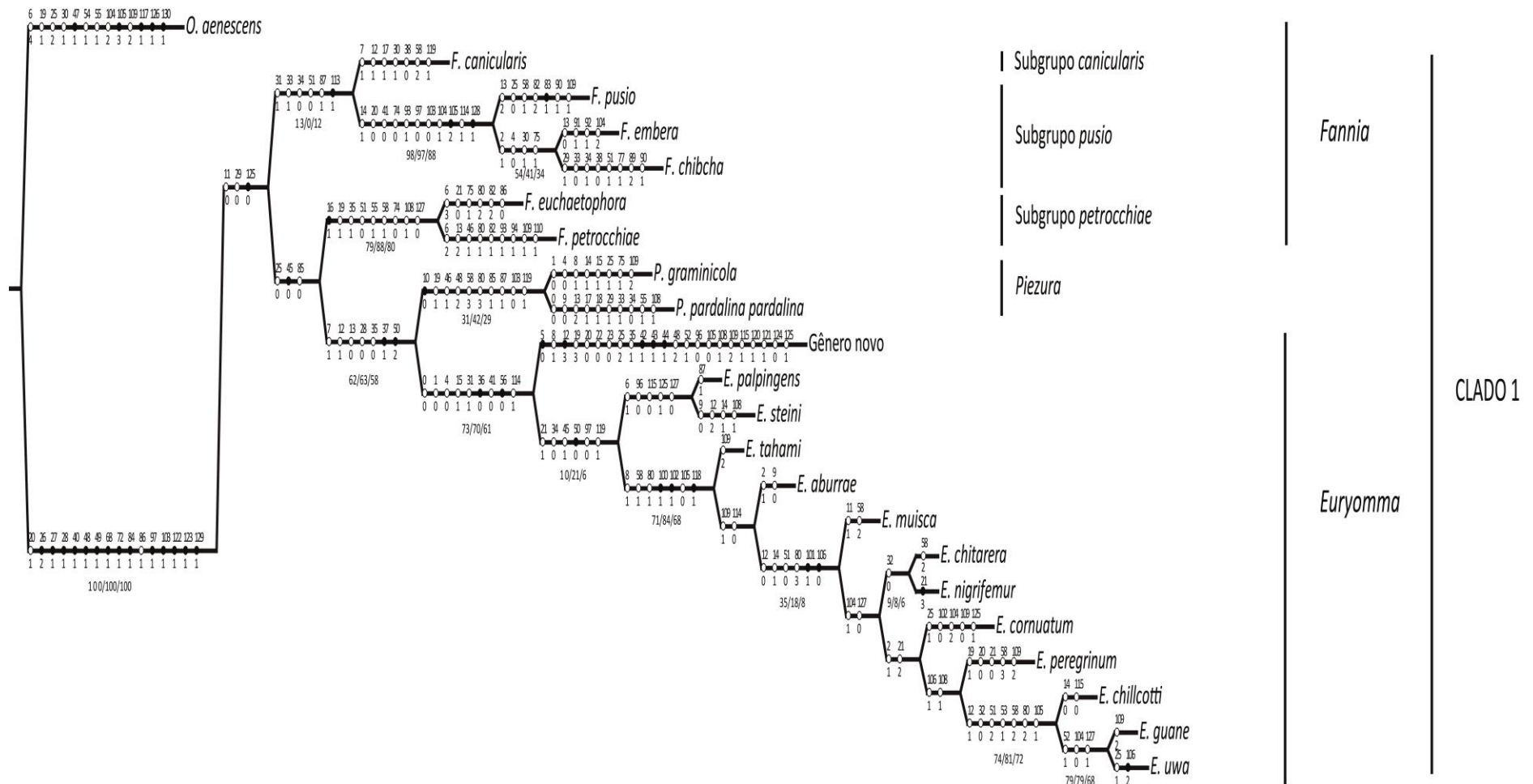


Figura 12. Análise cladística com dados morfológicos de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Cladograma obtido sob pesagem implícita de caracteres ($k= 10.717774$). Detalhe do Clado 1. Os valores para as frequências GC (*symmetric resampling*), Jackknife e Bootstrap Poisson são mostrados embaixo dos ramos. Ramos sem valores são aqueles que colapsaram ou foram realocados na análise de reamostragem.

Chillcott (1961) propôs a divergência do subgrupo *pusio* devido a alguns caracteres como, forte dimorfismo, padrão abdominal trimaculado, posgonito alongado e esclerotizado e surstilo bilobado. As sinapomorfias que suportam este clado como monofilético no presente trabalho são: esternito 5 com cerdas unicamente na linha central (caráter 105, estado 2, Figura 8D, F) e posgonito (parâmero) alongado (caráter 128, estado 1, Figura 10A). A presença de epifalo, sinapomorfia que suporta o clado 1, é um caráter que em trabalhos anteriores era designado unicamente ao subgrupo *pusio*, mas foi encontrado também nas espécies do subgrupo *petrocchia* e nos gêneros *Piezura* e *Euryomma*.

O subgrupo *petrocchia* é sustentado por uma sinapomorfia, a margem da parafaciália com cerdas (caráter 16, estado 1, Figura 4A) e 8 homoplasias: palpo completamente amarelo (caráter 19, estado 1), sétulas do proepimero esparsas (caráter 35, estado 1), asa amarelada (caráter 51, estado 1), fêmur anterior castanho com o ápice amarelo (caráter 58, estado 1), tíbia média com pubescência ventral esparsa (caráter 74, estado 0), placa cercal formada pela fusão dos cercos até a metade posterior, não completamente fundidos (caráter 108, estado 1, Figura 9E) e ausência de posgonito (parâmero) alongado (caráter 127, estado 0, Figura 10D). Para Domínguez & Roig-Juñent (2008) este subgrupo não deve ser considerado como do grupo *canicularis* e sim do grupo *heydenii*. A posição do subgrupo *petrocchia* será discutida mais para frente, com base nas análises combinadas.

Monofilia de *Piezura*

O gênero *Piezura* é um grupo monofilético suportado por uma sinapomorfia, arista plumosa (caráter 10, estado 0, Figura 4C) e 9 homoplasias: palpo completamente amarelo (caráter 19, estado 1), espinho costal presente (caráter 46, estado 1, Figura 6B), veia anal A₂, em relação à veia anal A₁ fracamente curvada (caráter 48, estado 2, Figura 6B, C), fêmur anterior amarelo (caráter 58, estado 3), tíbia posterior amarela (caráter 80, estado 3), tíbia posterior na superfície antero-dorsal no terço médio com fileira de cerdas (caráter 85, estado 1, Figura 7D), coxa posterior na margem posterior com duas cerdas (caráter 87, estado 1, Figura 7D), margem basal do esternito 5 reta (caráter 103, estado 0, Figura 8A), braços hipandriais mais largos que o edeago (caráter 119, estado 1, Figura 10C).

Piezura é um gênero composto por cinco espécies e foi revisado por Moores & Savage (2005) e por Wang *et al.* (2010). Nesse último trabalho, foi apresentada a filogenia do grupo e uma hipótese biogeográfica (descritiva) baseada no resultado cladístico. De acordo com a filogenia apresentada pelos autores, 4 sinapomorfias corroboraram o grupo como monofilético: arista plumosa, primeiro flagelômero principalmente amarelo, cerdas catepisternais 1+2 e cercos divididos na parte distal. Destes caracteres unicamente a arista plumosa foi corroborada como uma sinapomorfia e os demais caracteres são homoplásicos e ocorrem em várias espécies em todos os gêneros.

Piezura* grupo-irmão de *Euryomma

Piezura é o grupo-irmão de *Euryomma*, suportado por duas sinapomorfias: catepisterno com 3 cerdas (caráter 37, estado 1) e junção imaginária das veias anais A_1 e A_2 perto da margem da asa (caráter 50, estado 2, Figura 6C), e 5 sinapomorfias: cerda orbital superior presente (caráter 7, estado 1, Figura 4A), pós-pedicelo entre 2-2,5 vezes o comprimento do pedicelo (caráter 12, estado 1), parafaciália no terço médio mais estreita que a placa fronto-orbital no terço médio (caráter 13, estado 0, Figura 4A), três cerdas pós-pronotais (caráter 28, estado 0, Figura 5C) e uma cerda no proepimero (caráter 35, estado 0).

Monofilia de *Euryomma*

O gênero *Euryomma* nunca foi revisado nem foi proposta nenhuma hipótese de relacionamento filogenético entre suas espécies. Domínguez & Roig-Juñent (2008) trataram este gênero como monofilético, entretanto foi usada unicamente uma espécie nas análises. As espécies deste gênero são difíceis de separar mediante unicamente morfologia externa, é por isto que caracteres da terminália devem ser usados tanto na identificação quanto na matriz de caracteres.

A monofilia de *Euryomma* está suportada por duas sinapomorfias: proepisterno sem cerdas em frente ao espiráculo (caráter 36, estado 0, Figura 6A) e asa com o ápice arredondado (caráter 56, estado 0, Figura 6B, C), e 7 homoplasias: cabeça arredondada (tão longa como larga) (caráter 0, estado 0, Figura 4A), machos com olhos amplamente separados (holópticos) (caráter 1, estado 0, Figura 4A), margem inferior do olho no mesmo nível que a inserção da vibrisa (caráter 4, estado 0), parafaciália no terço superior com cerdas (caráter 15, estado 1, Figura 4A), duas cerdas pre-alares (caráter 31, estado 1, Figura 5C), disco escutelar sem cerdas (caráter 41, estado 0, Figura 5C) e surstilo fundido com o epândrio (caráter 114, estado 1, Figura 9A).

A espécie nova que diverge na base do clado, designada como “*Euryomma* sp. nov. 1”, apresenta 5 autapomorfias: inserção antenal acima da metade dos olhos (caráter 5, estado 0, Figura 4D), pós-pedicelo 5 vezes o comprimento do pedicelo, alcançando o epistoma (caráter 12, estado 3, Figura 4D), asa com microtriquias longas na superfície dorsal e ventral (caráter 42, estado 1), veia radial (R_1) na superfície dorsal com cerdas (caráter 43, estado 1, Figura 6B) e veia radial (R_1) na superfície ventral com cerdas (caráter 44, estado 1), e 18 homoplasias: cerda orbital inferior presente (caráter 8, estado 1, Figura 4A), palpo com o ápice amarelo (caráter 19, estado 3), tórax sem listras no escuto (caráter 20, estado 0, Figura 5A), cerdas acrosticais pré-suturais ausentes (caráter 22, estado 0, Figura 5C), cerdas acrosticais pós-suturais ausentes (caráter 23, estado 0, Figura 5C), primeira cerda dorsocentral pré-sutural igual à segunda cerda dorsocentral pré-sutural (caráter 25, estado 2), proepimero com sétulas esparsas (caráter 35, estado 1), asa com margem superior entre a primeira, a segunda e a terceira veia radial mais escura (caráter 52, estado 1), sintergito 1+2

e tergito 3, amarelo-transparente (caráter 96, estado 0), esternito 5 com cerdas nos lóbulos apicais laterais (caráter 105, estado 0, Figura 8A), cercos fundidos até a metade posterior da placa cercal (caráter 108, estado 1, Figura 9E), placa cercal longa, passando a base do epândrio (caráter 109, estado 2, Figura 9A), surstilo tão longo quanto o epândrio (caráter 115, estado 1, Figura 9E), edeago reduzido (caráter 120, estado 1, Figura 10C), edeago membranoso (caráter 121, estado 1, Figura 10C), basifalo ausente (caráter 124, estado 0, Figura 10C) e epifalo ausente (caráter 125, estado 1, Figura 10C).

Euryomma sp. nov. 1 se distribui desde América Central ao Equador, passando pela Cordilheira Central (Colômbia). Esta espécie poderia ser designada como um gênero novo, baseado na grande quantidade de caracteres únicos que possui, e algumas homoplasias que compartilha com o clado (*E. palpingens* + *E. steini*), sintergito 1+2 e tergito 3 amarelo-transparente (caráter 96, estado 0) e ausência de epifalo (caráter 125, estado 1, Figura 10C). O gênero *Australofannia*, monotípico e endêmico da Austrália compartilha os seguintes caracteres com *Euryomma* sp. nov. 1: inserção antenal acima da metade dos olhos (caráter 5, estado 0, Figura 4D) e pós-pedicelo 5 vezes o comprimento do pedicelo, alcançando o epistoma (caráter 12, estado 3, Figura 4D).

Dentro do material revisado para esse trabalho foram encontrados unicamente dois machos de *Euryomma* sp. nov. 1 e fêmeas de três espécies próximas da espécie nova. O comprimento destes indivíduos (2,5 mm) e sua aparência de díptero acalíptado podem ser um obstáculo para a identificação como espécie de Fanniidae. Entretanto, a inclusão de espécies próximas desta linhagem e da espécie *Australofannia spiniclunis* ajudaria a definir melhor a divisão entre estes três grupos (*Australofannia*, *Euryomma* e *Euryomma* sp. nov. 1). Na seção da abordagem combinada será discutido o posicionamento *Euryomma* sp. nov. 1.

O clado (*E. palpingens* + *E. steini*) é o grupo-irmão do resto das espécies do gênero, cujos relacionamentos não se mostram bem resolvidos. Três sinapomorfias suportam o clado com as demais espécies de *Euryomma*: esternito 5 com lóbulos laterais apicais longos (caráter 100, estado 1, Figura 8B), esternito 5 com área basal dividida (caráter 102, estado 1, Figura 8B, C) e hipândrio com projeções laterais longas (caráter 118, estado 1, Figura 8B, D), e três homoplasias: cerda orbital inferior presente (caráter 8, estado 1, Figura 4A), fêmur anterior marrom com o ápice amarelado (caráter 58, estado 1), tibia posterior castanha, parcialmente amarela na base (caráter 80, estado 1) e esternito 5 com cerdas nos lóbulos laterais apicais (caráter 105, estado 0, Figura 8A). Os caracteres, esternito 5 com lóbulos laterais apicais longos (caráter 101, estado 1, Figura 8B) e cerdas dos lóbulos laterais apicais, com formato de espinho (caráter 106, estado 0, Figura 8B) agrupam o clado (*E. muisca* (*E. chitarera* + *E. nigrifemur*) (*E. cornuatum* (*E. peregrinum* (*E. chillcotti* (*E. guane* + *E. uwa*)).

***Fannia* - Clado 2 (Figuras 11 e 13)**

A maioria das espécies pertencentes ao gênero *Fannia*, que ocorrem no componente noroeste da região Neotropical, está agrupada nesse clado, suportado por quatro homoplasias: processo baciliforme presente (caráter 110, estado 1, Figura 9E), edeago reduzido (caráter 120, estado 1, Figura 10C), edeago membranoso (caráter 121, estado 1, Figura 10C) e basifalo ausente (caráter 124, estado 0, Figura 10C).

Fannia scalaris, a espécie-tipo do gênero, é o grupo-irmão do resto das espécies deste clado. O relacionamento entre várias espécies, não ficou bem resolvido, principalmente aquelas que estão posicionadas na base dos dois clados mais internos. Nesse clado foram encontrados poucos caracteres únicos compartilhados por várias espécies. Uma grande quantidade de caracteres homoplásicos ajudam a suportar os clados encontrados.

No Clado 2 podem-se encontrar dois subclados designados como A e B (Figura 13).

O clado A agrupa as espécies (*Fannia benjamini* + *Fannia neotomaria*) (*Fannia grandis* (*Fannia vittata* (*Fannia katios* + *Fannia antennata*)). Este clado está suportado por uma sinapomorfia, o fêmur posterior com tufo de cerdas anteroventrais com comprimento menor que a largura do fêmur (caráter 94, estado 0) e 3 homoplasias: cerdas occipitais esparsas (caráter 11, estado 0), palpo castanho (caráter 19, estado 1) e a primeira cerda dorsocentral pré-sutural mais curta que a metade da segunda cerda dorsocentral pré-sutural (caráter 25, estado 0). As espécies agrupadas nesse clado pertencem ao grupo *benjamini*, com exceção de *Fannia grandis* (grupo *grandis*) e de *Fannia katios* e *Fannia antennata*.

Fannia grandis já foi reconhecida por Chillcott (1961) como uma espécie relacionada ao grupo *benjamini*. A ausência de cerdas na margem posterior da coxa posterior (caráter 86, estado 0, Figura 7F) fez com que Albuquerque *et al.* (1981) retirarem esta espécie do grupo *benjamini* e formarem um grupo novo chamado *grandis*. Não obstante, no presente estudo encontramos que esse caráter é altamente homoplásico e não serve para agrupar filogeneticamente, embora o seu uso funcione para finalidades taxonômicas. Grisales *et al.* (2012) já tinham reconhecido *Fannia katios* como uma espécie próxima do grupo *benjamini*, embora não tivessem posicionado a espécie dentro do grupo por não haver uma análise cladística que suportasse a hipótese. *Fannia antennata* nunca tinha sido revisada nem alocada em nenhum dos grupos conhecidos para *Fannia*. Domínguez & Roig-Juñent (2008) recuperaram como grupo monofilético unicamente o subgrupo *benjamini*.

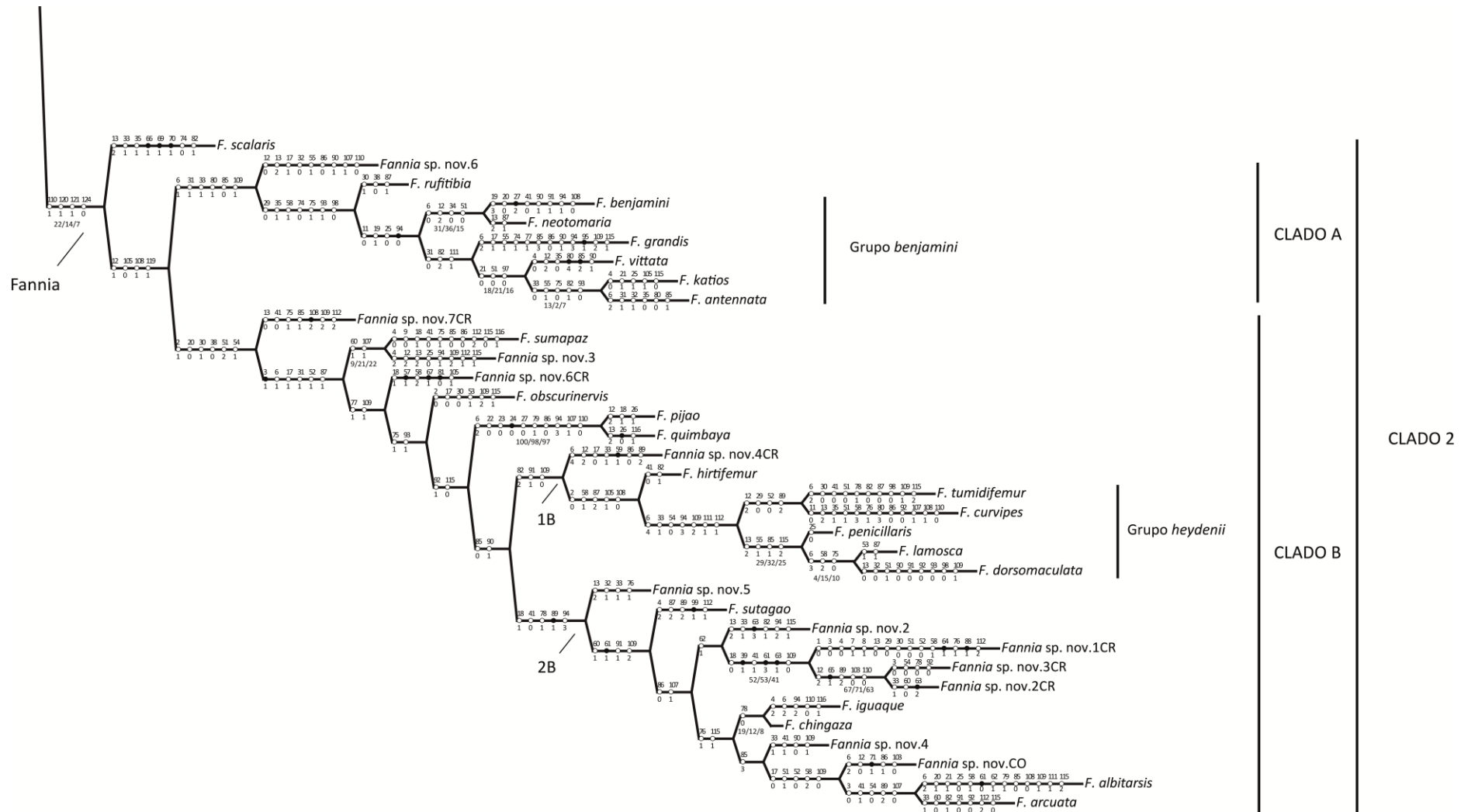


Figura 13. Análise cladística com dados morfológicos de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Cladograma obtido sob pesagem implícita de caracteres ($k= 10.717774$). Detalhe do Clado 2. Os valores para as frequências GC (*symmetric resampling*), Jackknife e Bootstrap Poisson são mostrados embaixo dos ramos. Ramos sem valores são aqueles que colapsaram ou foram realocados na análise de reamostragem.

Fannia sp. nov. 6, com distribuição na Colômbia, e *Fannia rufitibia*, com distribuição no Peru, se encontram na base do clado A. Contudo, o relacionamento entre estas espécies e o grupo *benjamini* está suportado unicamente pelas seguintes homoplasias: escapo com duas cerdas (caráter 6, estado 1, Figura 4B), duas cerdas pré-alares (caráter 31, estado 1, Figura 5C), cerdas do proepimero com formato de gancho (caráter 33, estado 1), tíbia posterior castanha (caráter 80, estado 0), placa cercal chegando até a base do epândrio (caráter 109, estado 1, Figura 9C).

As espécies do clado B, com exceção de *Fannia* sp. nov. 12 (grupo *carbonaria*) que se encontra na base, se agrupam a partir de uma sinapomorfia, a densa pilosidade dos olhos (caráter 3, estado 1) e 5 homoplasias: escapo com duas cerdas (caráter 6, estado 1, Figura 4B), margem facial com projeção anterior (caráter 17, estado 1, Figura 4F), duas cerdas pré-alares (caráter 31, estado 1, Figura 5C), asa com a margem superior mais escura entre a primeira, a segunda e a terceira veias radiais (caráter 52, estado 1) e coxa posterior com duas cerdas na margem posterior (caráter 87, estado 1, Figura 7D).

O clado *Fannia sumapaz* + *Fannia* sp. nov. 3 (grupo *obscurinervis*) e as espécies *Fannia* sp. nov. 11 (grupo *scalaris*) e *Fannia obscurinervis* (grupo *obscurinervis*) se encontram na base do clado.

No ápice do clado B foram recuperados dois grupos designados como clado 1B e clado 2B. Como grupo-irmão destes dois cladogramas encontramos o grupo monofilético (*Fannia pijao* + *Fannia quimbaya*). Estas duas espécies não estão alocadas em nenhum dos grupos reconhecidos para *Fannia*, já que são espécies que apresentam caracteres não compartilhados com os grupos propostos. A sinapomorfia deste clado é a ausência de cerdas pré-suturais dorsocentrais (caráter 24, estado 0, Figura 5C). É suportado também por nove homoplasias: escapo com 3 cerdas (caráter 6, estado 2, Figura 4B), cerdas acrosticais pré-suturais ausentes (caráter 22, estado 0, Figura 5C), cerdas acrosticais pós-suturais ausentes (caráter 23, estado 0, Figura 5C), uma cerda intra-alar pré-sutural (caráter 27, estado 0, Figura 5C), tarso médio no tarsômero basal com cerdas fortes ventrais (caráter 79, estado 1, Figura 7B), coxa posterior na margem posterior sem cerdas no ápice (caráter 86, estado 0, Figura 7F), fêmur posterior com tufo de cerdas anteroventrais mais de duas vezes à largura do fêmur (caráter 94, estado 3, Figura 7E), epândrio com processos basais longos (caráter 107, estado 1, Figura 9B) e processo baciliforme ausente (caráter 110, estado 0, Figura 9A).

Os cladogramas 1B e 2B formam um clado suportado por duas homoplasias: fêmur posterior na superfície posterior com protuberância pré-apical (caráter 92, estado 1, Figura 7F) e surstilo mais longo que o epândrio (caráter 115, estado 0, Figura 9D, F).

O clado 1B é formado pelas espécies *Fannia* sp. nov. 10 e *Fannia hirtifemur* na base e no ápice o clado (*Fannia tumidifemur* + *Fannia curvipes*) (*Fannia penicillaris* (*Fannia lamosca* + *Fannia dorsomaculata*)). Este clado contém as espécies pertencentes ao grupo *heydenii*. Está suportado por três homoplasias: tíbia posterior na superfície ventral com 3-4 cerdas (caráter 82, estado 2, Figura 7D), fêmur posterior na superfície

postero-ventral com protuberância pré-apical (caráter 91, estado 1, Figura 7E) e placa cercal curta, não chegando à base do epândrio (caráter 109, estado 0, Figura 9B). *Fannia curvipes* tinha sido alocada no grupo neártico *pretiosa* (Chillcott, 1961), contudo, o autor sublinha que este grupo é muito heterogêneo e que é próximo dos grupos *benjamini* e *mutica*, outro grupo Neártico.

O grupo *heydenii* já tinha sido definido como monofilético por Domínguez & Roig-Juñent (2008). No presente trabalho é suportado por sete homoplasias: escapo com 4 cerdas (caráter 6, estado 4, Figura 4B), cerda do proepimero com formato de gancho (caráter 33, estado 1), haltere esbranquiçado (caráter 54, estado 0), fêmur posterior com tufo de cerdas anteroventrais duas vezes maiores que a largura do fêmur (caráter 94, estado 3, Figura 7F), placa cercal longa, passando a base do epândrio (caráter 109, estado 2, Figura 9A), dois processos baciliformes (caráter 111, estado 1, Figura 9C) e processo baciliforme com formato de gancho (caráter 112, estado 1, Figura 9C).

O clado 2B é suportado por uma sinapomorfia, o fêmur posterior fracamente curvado (caráter 89, estado 1, Figura 7E) e quatro homoplasias: margem facial com projeção anterior forte (caráter 18, estado 1, Figura 4F), disco escutelar sem cerdas (caráter 41, estado 0, Figura 5C), tibia média com protuberância basal ventral forte (caráter 78, estado 1) e fêmur posterior com tufo de cerdas anteroventrais mais de duas vezes a largura do fêmur (caráter 94, estado 3, Figura 7E). A sinapomorfia, tarsômeros anteriores achatados, do terceiro ao quinto (caráter 61, estado 1, Figura 7A), agrupa também as espécies deste clado, com exceção de *Fannia* sp. nov. 5, na base. Três homoplasias também são encontradas: fêmur posterior na superfície postero-ventral com protuberância pré-apical (caráter 91, estado 1, Figura 7E) e placa cercal longa, passando a base do epândrio (caráter 109, estado 2, Figura 9A).

O clado (*Fannia* sp. nov. 2 (*Fannia* sp. nov. 7 (*Fannia* sp. nov. 9 + *Fannia* sp. nov. 8))) está suportado por uma homoplasia: tarsômeros anteriores branco-amarelados ou parcialmente com essa coloração (caráter 62, estado 1). O clado (*Fannia* sp. nov. 7 (*Fannia* sp. nov. 9 + *Fannia* sp. nov. 8)) é suportado por três sinapomorfias: catepisterno com sétulas esparsas (caráter 39, estado 1, Figura 6A), quinto tarsômero anterior achatado (caráter 61, estado 3, Figura 7A), todos os tarsômeros anteriores branco-amarelados ou parcialmente dessa cor (caráter 63, estado 1) e três homoplasias: margem facial com projeção anterior fraca (caráter 18, estado 0, Figura 4C, E), disco escutelar com cerdas (caráter 41, estado 1, Figura 5C) e placa cercal curta, sem chegar à base do epândrio (caráter 109, estado 0, Figura 9B).

O caráter dos tarsômeros anteriores achatados e esbranquiçados sempre foi considerado como apomorfia do grupo *anthracina*, endêmico da Patagônia (Hennig, 1965; Albuquerque *et al.*, 1981; Pont & de Carvalho, 1994). No entanto, ocorre em outras espécies que parecem não pertencer a esse grupo e que têm distribuição muito mais ao norte da região Neotropical (Costa Rica). Da mesma forma várias espécies possuem também os tarsômeros anteriores achatados, sem ser esbranquiçados. Este caráter ocorre em

espécies do norte dos Andes como *Fannia* sp. nov. 1, *Fannia* sp. nov. 2, *Fannia* sp. nov. 4, *Fannia iguaque*, *Fannia chingaza* e *Fannia sutagao*. É necessária a inclusão de mais espécies do grupo *anthracina*, além de *Fannia albitarsis*, para definir melhor o relacionamento entre estes grupos.

O clado (*Fannia* sp. nov. 9 + *Fannia* sp. nov. 8) está suportado por uma sinapomorfia: segundo tarsômero na superfície ventral com grupo de cerdas formando um pente (caráter 65, estado 1) e quatro homoplasias: pós-pedicelo 3-3.5 vezes o comprimento do pedicelo (caráter 12, estado 2), fêmur posterior na superfície ventral fortemente curvado (caráter 89, estado 2), margem basal do esternito 5 reta (caráter 103, estado 0, Figura 8A) e processo baciliforme formado por um processo (caráter 110, estado 0, Figura 9A).

O clado mais apical, (*Fannia iguaque* + *Fannia chingaza*) (*Fannia* sp. nov. 4 (*Fannia* sp. nov. 1 (*Fannia albitarsis* + *Fannia arcuata*)) está suportado por duas homoplasias: tíbia média na superfície dorsal com protuberância basal (caráter 76, estado 1, Figura 7C) e surstilo tão longo quanto o epândrio (caráter 115, estado 1, Figura 9E).

A homoplasia que agrupa (*Fannia iguaque* + *Fannia chingaza*) é tíbia média com protuberância basal ventral fraca (caráter 78, estado 0). O clado (*Fannia* sp. nov. 4 (*Fannia* sp. nov. 1 (*Fannia albitarsis* + *Fannia arcuata*)) é agrupado pela homoplasia: tíbia superior na superfície antero-dorsal com fileira de cerdas (caráter 85, estado 3, Figura 7D). O clado *Fannia* sp. nov. 1 (*Fannia albitarsis* + *Fannia arcuata*) é suportado por cinco homoplasias: margem facial sem projeção anterior (caráter 17, estado 0), asa amarelada (caráter 51, estado 1), asa sem margem superior mais escura (caráter 52, estado 0), fêmur anterior escuro com o ápice amarelado (caráter 58, estado 2), placa cercal curta não chegando até a base do epândrio (caráter 109, estado 0, Figura 9B).

Fannia arcuata foi alocada por Chillcott (1961) no grupo *pretiosa*, mas como já foi discutido aqui, este é um grupo heterogêneo e não monofilético. A associação como grupo-irmão de *Fannia albitarsis* deve ser melhor estudada, com a inclusão de mais terminais do grupo *anthracina*, para ver se realmente pertencem ao mesmo clado.

4.2. Abordagem molecular

Os cladogramas obtidos nas análises combinadas dos genes com o critério de máxima verossimilhança e inferência bayesiana são apresentados nas Figuras 14 e 15. De uma forma geral, as topologias encontradas nas diferentes análises apresentaram hipóteses similares.

Nas análises combinadas com os dois genes foram recuperadas topologias similares, embora o critério de máxima verossimilhança resolvesse melhor o relacionamento entre o grupo *canicularis* e *Piezura* e o relacionamento entre as espécies do clado B (Figuras 14 e 15).

Fanniidae confirmou-se como monofilético. O gênero *Euryomma* nas duas análises aparece como grupo-irmão das demais linhagens de Fanniidae, diferente dos resultados com caracteres morfológicos, onde faz parte de um clado com o grupo *canicularis* de *Fannia*, *Piezura* e *Euryomma*. *Fannia* continua se recuperando como um grupo parafilético, onde *Fannia canicularis* e *Fannia pusio* se agrupam na base da filogenia com o clado monofilético de *Piezura*.

É importante ressaltar que nas duas análises, *Euryomma* sp. nov. 1 é recuperado como grupo-irmão das espécies de *Fannia* agrupadas no Clado 2 e não de *Euryomma* como na análise com os dados morfológicos.

O clado com as espécies de *Fannia* diverge em dois clados. Um deles agrupando as espécies do grupo *heydenii* e na base a espécie *Fannia* sp. nov. 6. O relacionamento recuperado pela análise morfológica foi na base do clado do grupo *benjamini*.

O clado 2B forma um grupo monofilético, embora o relacionamento entre as espécies não esteja bem resolvido. Na base *Fannia obscurinervis* e *Fannia* sp. nov. 2 e no ápice as espécies *Fannia* sp. nov. 3, *Fannia* sp. nov. 4 e *Fannia quimbaya*. Na análise de máxima verossimilhança *Fannia* sp. nov. 4 e *Fannia quimbaya* são grupos irmãos.

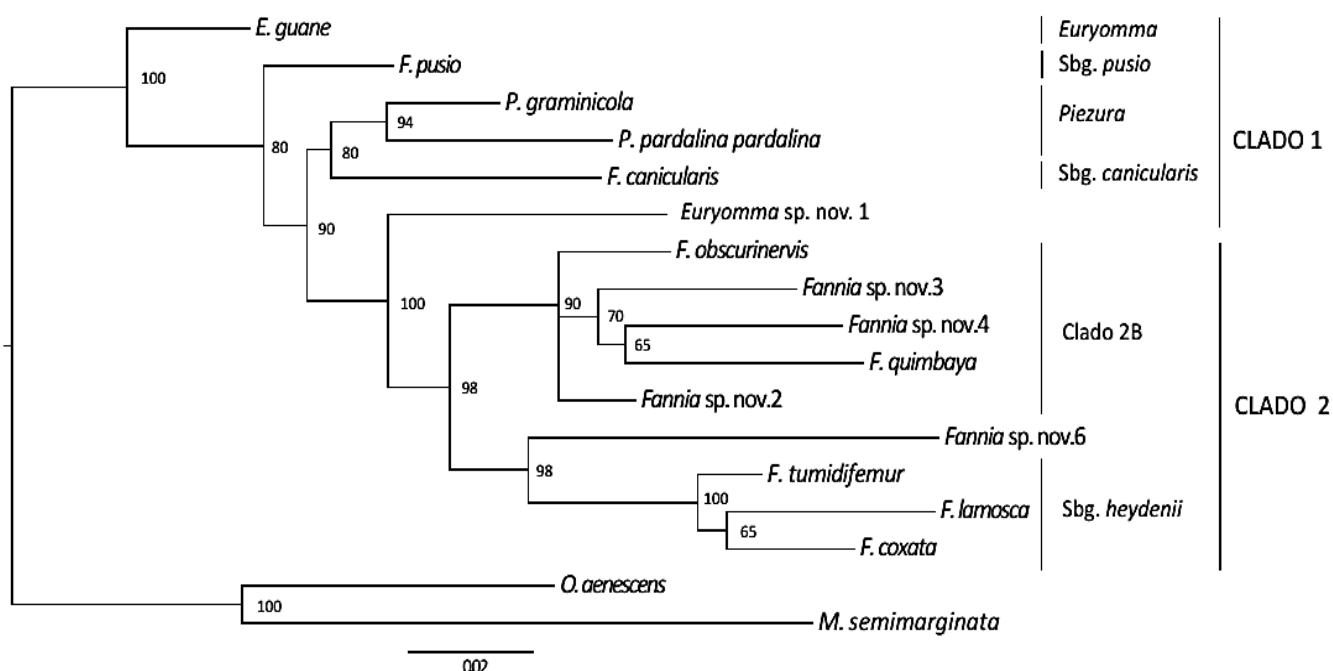


Figura 14. Análise de máxima verossimilhança com dados moleculares (CO1 + 28S) de 15 espécies de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Valor do suporte bootstrap em cada nó. Sbg.: Subgrupo.

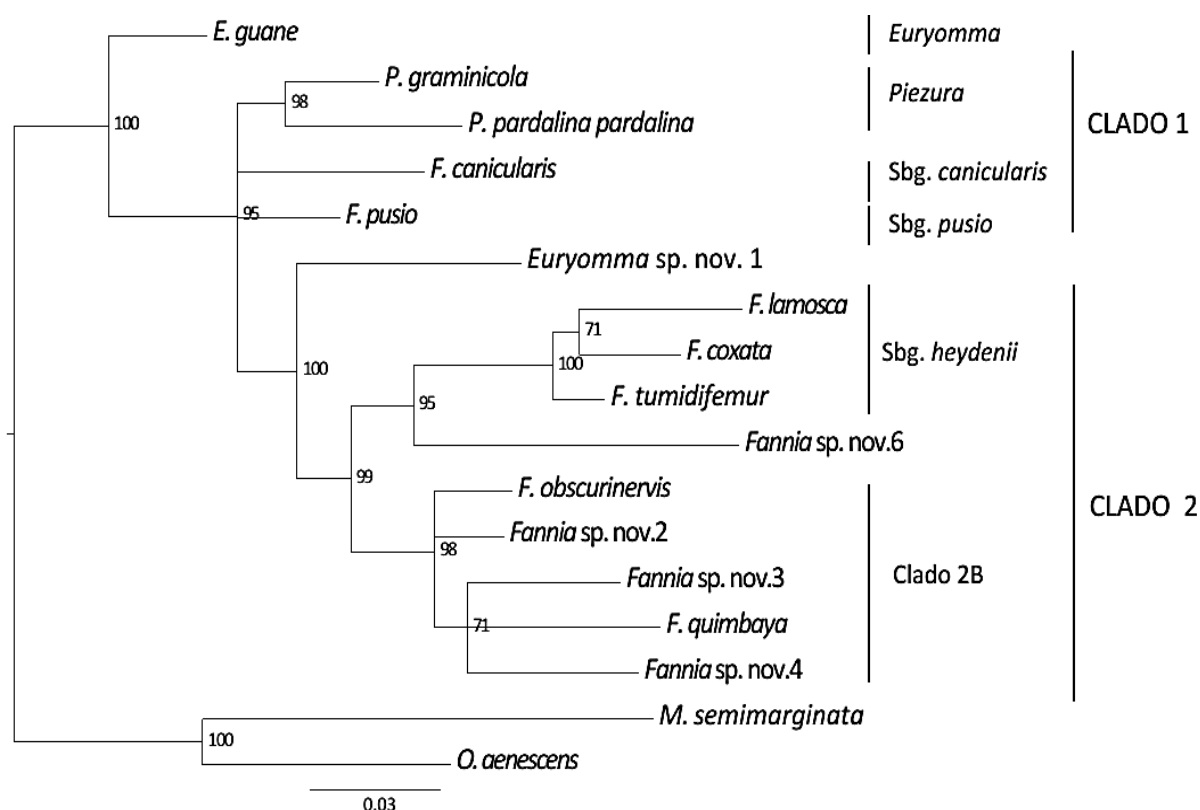


Figura 15. Análise de inferência bayesiana com dados moleculares (CO1 + 28S) de 15 espécies de Fanniidae, com ênfase nas linhagens do componente noroeste Neotropical. Valores da probabilidade posterior em cada nó. Sbg.: Subgrupo.

4.3. Abordagem combinada (dados morfológicos e moleculares)

A inclusão de dados moleculares ajudou posicionar os grupos flutuantes na topologia com dados morfológicos. As espécies que na análise morfológica apareciam na base dos clados sem nenhum tipo de relacionamento, na análise combinada são recuperadas dentro de algum do Clado 2 (Clados A e B, Clados 1B e 2B) (Figuras 11 e 16). Na análise combinada com o critério de inferência bayesiana foram recuperados os mesmos clados que na análise com dados morfológicos. Não obstante, os relacionamentos das espécies incluídas nesses clados não ficaram bem resolvidos (Figura 16).

Embora nenhum dos valores das probabilidades posteriores esteja abaixo de 50%, unicamente 5 clados recuperaram o 95% de confiabilidade (Figura 16). Segundo Whitfield & Kjer (2008) a radiação rápida dentro de uma linhagem reflete em tempos de divergência curtos, o que restringe a acumulação de caracteres. Isto gera valores baixos de suporte para os clados ou pouca resolução numa parte da filogenia. Quando o nó é demasiado curto as homoplasias são mais prováveis que as sinapomorfias e isto pode levar a inconsistências filogenéticas. Apesar disto os métodos baseados em probabilidades, como a bayesiana, têm a possibilidade de reconstruir estas divergências corretamente porque certa quantidade de homoplasia (evolução paralela ou mudanças convergentes) é esperada sob o uso destes métodos (Whitfield & Kjer, 2008)

Na análise combinada, recupera-se o grupo *canicularis* (*Fannia canicularis* (*Fannia pusio* (*Fannia embera* + *Fannia chibcha*)) na base do cladograma como grupo-irmão do resto das linhagens de Fanniidae. Este resultado é diferente do encontrado na análise morfológica, onde esse grupo forma um clado com *Piezura* e *Euryomma*.

No clado 1 o grupo (*Euryomma* sp. nov. 1 (*Euryomma palpingens* + *Euryomma steini*)) (76% de probabilidade posterior) aparece como grupo-irmão das demais espécies de *Euryomma* (100% de probabilidade posterior) (Figura 16).

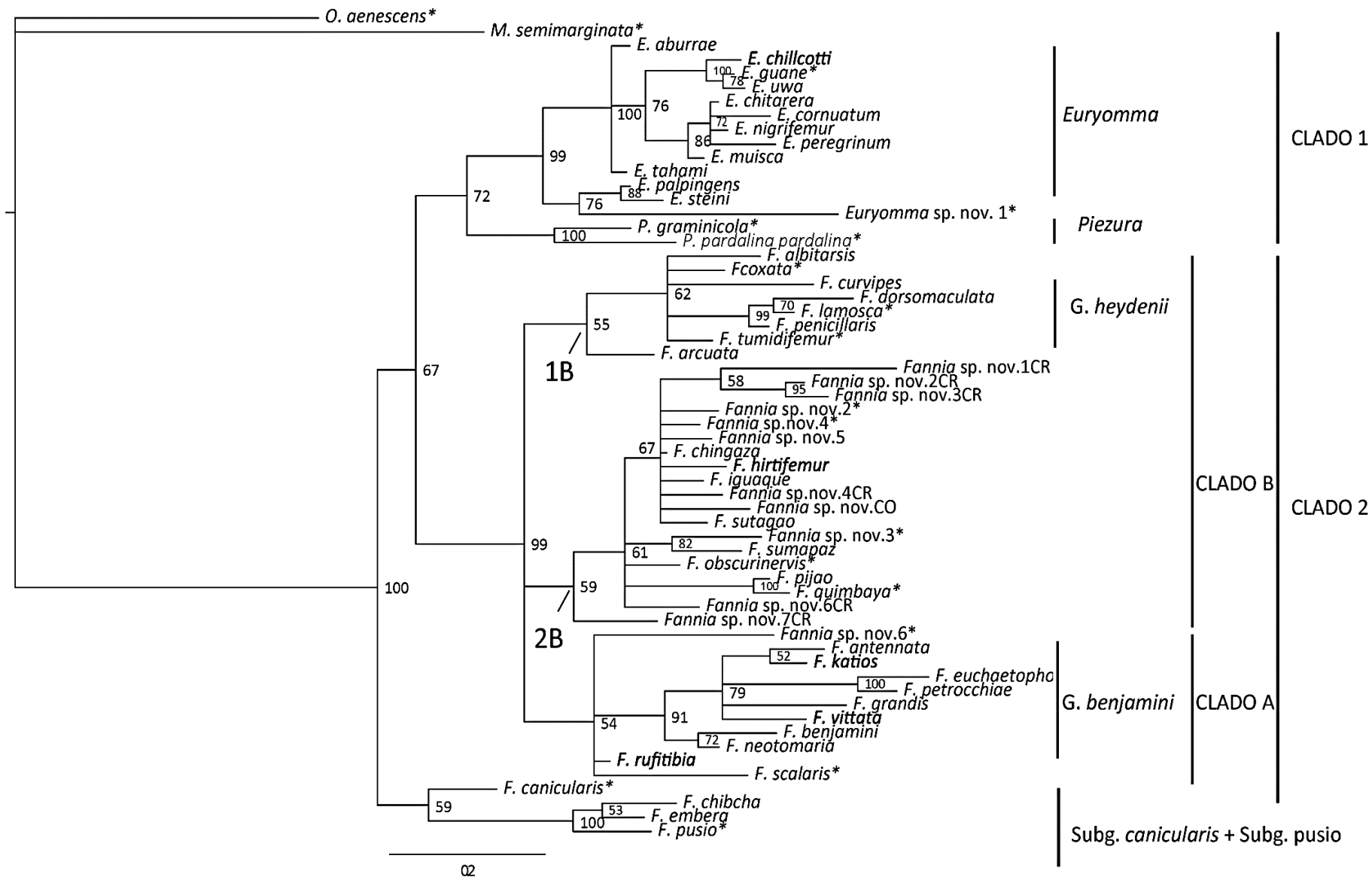


Figura 16. Análise cladística com dados morfológicos e moleculares (CO1 + 28S) de Fanniidae Neotropical, com ênfase nas linhagens do componente noroeste. Cladograma obtido sob análise de inferência bayesiana de 57 espécies de Fanniidae e duas espécies de Muscidae como grupo-externo. Os valores das probabilidades posteriores estão representados em cada nó. * Espécies com dados morfológicos e moleculares.

A separação destes dois grupos nas análises combinadas é diferente do resultado obtido com dados morfológicos, onde estas três espécies se encontram na base do clado *Euryomma*. Os dados moleculares de *Euryomma* sp. nov. 1 ajudaram na definição deste novo clado. As espécies deste grupo compartilham caracteres como o sintergito 1+2 e tergito 3 amarelo-transparente (caráter 96, estado 0), cercos fundidos até a metade posterior da placa cercal, não completamente fundidos (caráter 108, estado 1, Figura 9E) e ausência de epifalo (caráter 125, estado 1, Figura 10C). Pela observação da terminália destas espécies é possível afirmar que possuem caracteres mais próximos entre si do que com as demais espécies de *Euryomma*. As evidências morfológicas e moleculares indicam que o clado (*Euryomma* sp. nov. 1 (*Euryomma palpingens* + *Euryomma steini*)) poderia ser considerado uma linhagem independente de *Euryomma*.

O clado 2 e os cladogramas internos recuperados na análise morfológica são igualmente recuperados na análise combinada. Alguns relacionamentos mudaram nos cladogramas internos, por exemplo, o clado A formado pelo grupo *benjamini* inclui também o subgrupo *petrocchiae* (Figura 16). Na análise com dados morfológicos o clado *petrocchiae* é um clado instável que em algumas análises se encontra dentro do grupo *benjamini* (Clado 2A) e em outras proximamente relacionado com o *Euryomma* e *Piezura* (clado 1). Embora a probabilidade posterior que suporta este clado na análise combinada não seja baixa, para se avaliar a hipótese deste relacionamento é fundamental a inclusão de dados moleculares das espécies do subgrupo *petrocchiae*.

O clado 1B, formado pelo grupo *heydenii* inclui três espécies alocadas no clado 2B na análise morfológica, *Fannia arcuata* na base e *Fannia albitarsis* e *Fannia coxata* dentro do clado “*heydenii*”. Domínguez & Roig-Juñent (2008) já tinham incluído *Fannia coxata* dentro do grupo *heydenii*, mas *Fannia albitarsis* foi recuperado dentro do grupo *anthracina* endêmico da Patagônia.

O clado 2B reúne todas as espécies da topologia morfológica, no entanto, unicamente ficaram resolvidos os cladogramas (*Fannia* sp. nov. 7 (*Fannia* sp. nov. 8 + *Fannia* sp. nov. 9)), (*Fannia* sp. nov. 3 + *Fannia sumapaz*) e (*Fannia pijao* + *Fannia quimbaya*).

Nesse clado estão agrupadas as linhagens de terras altas dos Andes e da América Central (2000 – 3000 m). Nos cladogramas A e 1B se podem encontrar as linhagens distribuídas em terras baixas (500 – 1500 m) do componente noroeste Neotropical.

A importância que tem a escolha dos terminais e o tipo de dados a serem analisados em um estudo filogenético é evidenciada aqui. O número de espécies usadas de um gênero e inclusive as espécies escolhidas influenciam nos resultados. Por exemplo, na análise morfológica foi decisiva a inclusão de mais espécies de cada gênero da família, para recuperar *Fannia* como um grupo parafilético. Os dados moleculares recuperaram os mesmos resultados devido a inclusão também de terminais de outros gêneros.

Os relacionamentos obtidos são artefato da escolha dos terminais e podem não refletir a história filogenética do grupo.

A inclusão de dados moleculares pelo menos de uma ou duas espécies de cada clado formado na análise morfológica ajudou a sustentar cada um desses clados nas análises combinadas. Os relacionamentos internos não resolvidos podem ser efeito dos dados faltantes na matriz de dados combinados. Com a inclusão de mais táxons e mais dados moleculares nesta matriz espera-se maior estabilidade nos relacionamentos internos dos clados. O incremento de mais táxons numa análise resulta em estimativas mais precisas dos relacionamentos evolutivos (Zwickl & Hillis, 2002; Hedtke *et al.*, 2008). Isto porque há uma maior dispersão do ruído (homoplasias, ou convergências e reversões dos estados de caráter) através de todas as linhagens na árvore, o que permite o sinal filogenético, mesmo quando fraco, ser detectado por cima do ruído (Hillis, 1996; Heath *et al.*, 2008). As espécies analisadas aqui se destacam por apresentar ramos relativamente curtos o que caracteriza uma radiação rápida e recente, devido a isto a diversidade intragenérica deveria ser reduzida (Robertson *et al.*, 2012). Contudo, estes autores também ressaltam que artefatos devido a amostragem serão maiores em estudos com grupos muito diversos e com gêneros amplamente distribuídos, o caso de *Fannia*.

4.4. Implicações taxonômicas

A partir dos resultados obtidos nesse estudo, existem várias decisões taxonômicas que poderiam ser tomadas. No entanto, são necessárias novas análises com a inclusão de mais terminais da região Neotropical e de outras regiões biogeográficas que sustentem com maior confiabilidade estas decisões.

Fannia é corroborado como um grupo parafilético, devido à divergência do clado (*Fannia canicularis* (*Fannia pusio* (*Fannia embera* + *Fannia chibcha*)). Este clado relacionado a *Euryomma* e a *Piezura* na análise morfológica, ou na base do cladograma e como grupo-irmão das demais linhagens de Fanniidae na análise combinada, poderia ser considerado como uma linhagem independente de *Fannia*. *Fannia canicularis* espécie-tipo do gênero *Homalomyia* (Bouché, 1834) sinonimizado com *Fannia* por Westwood (1840) poderia ser a espécie-tipo de um novo gênero proposto para abrigar estas espécies.

O clado (*Euryomma* sp. nov. 1 (*Euryomma palpingens* + *Euryomma steini*)) poderia ser considerado como uma linhagem independente e grupo-irmão de *Euryomma*. Isto baseado nos resultados da análise combinada. Em posteriores estudos poderia ser corroborada como um possível gênero novo.

Os grupos de *Fannia* propostos por Chillcott (1961) e Albuquerque *et al.* (1981) para região Neártica e para região Neotropical, têm sido importantes para facilitar a identificação de algumas espécies. Contudo, não todos os grupos propostos são monofiléticos. Nesse estudo foram recuperados como monofiléticos os grupos *heydenii* e *benjamini*, enquanto os grupos *canicularis* e *obscurinervis* são parafiléticos. Porque não todos os grupos formam clados independentes e a que a maioria das espécies descritas recentemente não

se adaptam à descrição dos grupos propostos, esta divisão não deveria ser usada como uma proposta de classificação. Muitos dos caracteres associados a estes grupos, são caracteres homoplásicos que se apresentam em diversos clados na filogenia, o que reforça a ideia que muitos outros grupos poderiam ser também parafiléticos, devido ao compartilhamento destes caracteres.

5. CONCLUSÕES

O presente estudo aporta dados morfológicos e moleculares importantes para o entendimento da história evolutiva de Fanniidae, já que foram incluídas espécies dos gêneros *Euryomma* (Neotropical) e *Piezura* (Paleártico) e linhagens do componente noroeste da região Neotropical, área que não tinha sido tratada por Domínguez & Roig-Juñent (2008).

A inclusão de mais espécies de *Euryomma* e *Piezura* permitiu corroborar a hipótese de Chillcott (1961) e Hennig (1965) sobre a parafilia do gênero *Fannia*, devido a separação do grupo *canicularis* do resto das linhagens deste gênero e a formação de um clado junto com *Piezura* e *Euryomma*. Na análise morfológica foi recuperado este resultado, embora nas análises moleculares a linhagem divergente se encontra na base da filogenia de Fanniidae sem formar um clado com *Euryomma* e *Piezura*. O resultado da parafilia de *Fannia* contradiz Domínguez & Roig-Juñent (2008), onde foi recuperado como monofilético.

O gênero *Piezura* foi recuperado como monofilético. Este resultado corrobora os resultados de Wang *et al.* (2010). Não entanto, o único caráter que mostrou ser sinapomórfico dos listados pelos autores foi a arista plumosa.

O gênero *Euryomma* é um grupo monofilético. Este gênero nunca foi revisado e a única aproximação do relacionamento com o resto de Fanniidae foi dada por Domínguez e Roig-Juñent (2008), embora só tenha sido usada uma única espécie nas análises. Na base de *Euryomma*, encontra-se a espécie *Euryomma* sp. nov. 1 que apresenta caracteres como inserção antenal acima da metade dos olhos, pós-pedicelo 5 vezes o comprimento do pedicelo, asa com microtriquias longas na superfície dorsal e ventral e veia radial (R_1) na superfície dorsal e ventral com cerdas. Duas espécies de *Euryomma* formam um clado com esta espécie, *Euryomma palpingens* e *Euryomma steini*.

A monofilia dos grupos *benjamini* e *heydenii* é recuperada nesse estudo corroborando os resultados de Domínguez & Roig-Juñent (2008). Da mesma forma, o grupo *obscurinervis* permanece como grupo parafilético.

Apesar de muitos clados na filogenia apresentada aqui estarem suportados por homoplasias, o alto valor do Índice de retenção (IR) da maioria dos caracteres evidencia sua qualidade como provedores de informação filogenética. Entre as espécies de Fanniidae existe uma grande variação morfológica que dificulta o agrupamento em relação a caracteres homólogos. Segundo o Goloboff *et al.* (2008b) o uso de análises de

parcimônia utilizando pesos implícitos nesses casos de homoplasias, dá melhores resultados que usando pesos iguais. O uso de pesagem implícita nas análises com dados morfológicos permitiu o agrupamento de diversos clados, embora suportados unicamente por homoplasias.

Muitas das espécies utilizadas como terminais se distribuem principalmente em habitats de alta montanha na América Central e no norte da Cordilheira dos Andes. A evolução destas linhagens provavelmente aconteceu rapidamente, como evidenciado em outros grupos (e.g. plantas Antonelli, 2009) que ocorrem nessas áreas. Esta evolução rápida dificulta traçar a história do grupo e os relacionamentos filogenéticos, tanto com caracteres morfológicos quanto moleculares. Não entanto, as topologias obtidas e discutidas no presente trabalho fornecem dados importantes que servirão como base para promover uma classificação mais estável para Fanniidae e como base para estudos biogeográficos que busquem responder a história de diversificação das linhagens de Fanniidae do componente noroeste da região Neotropical.

6. REFERÊNCIAS

- Albuquerque, D. de O., Pamplona, D. & de Carvalho, C.J.B. (1981) Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.D., 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). *Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, **56**, 9–34.
- Amorim, D. de S. & Pires, M.R.S. (1996) Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. *Biodiversity in Brazil, a first approach* (ed. by C.E.M. Bicudo and N.A. Menezes), pp. 183–219. CNPq, São Paulo.
- Antonelli, A., Johan, A.A., Nylander, C.P. & Sanmartín, I. (2009) Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **24**, 9749–9754.
- Barbosa, R.R., Mello-Patiu, C.A., Rubens, P.D.M & Queiroz, M.M. (2009) New records of calyptrate dipterans (Fanniidae, Muscidae and Sarcophagidae) associated with the decomposition of domestic pigs in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **104**, 923–926.
- Bergsten, J. (2005) A review of long-branch attraction. *Cladistics*, **21**, 163–193.
- Bernasconi, M.V., Valsangiacomo, C., Piffaretti, J.C. & Ward, P.I. (2000) Phylogenetic relationships among Muscoidea (Diptera: Calyptratae) based on mitochondrial DNA sequences. *Insect Molecular Biology*, **9**, 67–74.
- Borror, D. J. & White, R.E. (1970) *A field guide to insects America north of Mexico*. 404 pp. Houghton Mifflin Company, New York.
- Brower, A.V.Z. & Schawaroch, V. (1996). Three steps of homology assessment. *Cladistics*, **12**, 265–272.

- Chillcott, J. (1961) A Revision of the Nearctic Species of Fanniinae (Diptera: Muscidae). *Canadian Entomologist*, **92**, 1–295.
- Couri, M.S. (2004) Two new species of *Fannia* Robineau–Desvoidy (Diptera, Fanniidae). *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 767–770.
- Couri, M.S. (2005) An illustrated key to adult males of Neotropical *Fannia* Robineau–Desvoidy belonging to *pusio* sub-group (Diptera, Fanniidae). *Brazilian Journal of Biology*, **65**, 625–629.
- Couri, M.S. & Winagraski, E. (2005) New *Fannia* Robineau–Desvoidy from Amazonas, Brazil and new geographical record (Diptera, Fanniidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**, 645–647.
- de Carvalho, C.J.B. & Mello-Patiu, C.A. (2008) Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. *Revista Brasileira de Entomologia*, **52**, 390–406.
- de Carvalho, C.J.B. & Pamplona, D. (1979) Sobre uma nova espécie de *Euryomma* Stein, 1899 (Diptera, Fanniidae). *Revista Brasileira de Biologia*, **39**, 601–604.
- de Carvalho, C.J.B., Pont A.C., Couri, M.S. & Pamplona, D. (2003) A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, **219**, 1–32.
- de Pinna, M.G.G. (1991) Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, **7**, 367–394.
- Dereeper, A., Guignon, V., Blanc, G., Audic, S., Buffet, S., Chevenet, F., Dufayard, J-F., Guindon, S., Lefort, V., Lescot, M., Claverie, J-M. & Gascuel, O. (2008) Phylogeny.fr: robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucleic Acids Research*, **36**, Web Server issue W465–W469.
- Domínguez, M.C. (2007) Taxonomic revision of southern South America *Fannia* R.–D. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **47**, 289–347.
- Domínguez, M.C. & Aballay, F. (2008) A new species of the genus *Fannia* Robineau–Desvoidy (Diptera: Fanniidae) collected on pig carrion in Mendoza, Argentina. *Annales Zoologici*, **58**, 819–824.
- Dominguez, M.C. & Roig-Juñent, S. (2008) A phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calyptratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. *Invertebrate Systematics*, **22**, 563–587.
- Espindola, C.B. & Couri, M.S. (2004) *Fannia flavicincta* Stein (Diptera, Fanniidae): a new vector of *Dermatobia hominis* (Linnaeus Jr.) (Diptera, Cuterebridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **21**, 115–116.
- Farris, J.S., Albert, V.A., Kallersjo, M., Lipscomb, D. & Kluge, A.G. (1996) Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, **12**, 99–124.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**, 783–791.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**, 294–299.

- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, **9**, 83–91.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008a) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**, 774–786.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S. & Miranda Esquivel, D.R. (2008b) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, **24**, 1–16.
- Gomes, P.R., Koller, W.W., Gomes, A., de Carvalho, C.J.B. & Zorzatto, J.R. (2002) Dípteros faniídeos vetores de ovos de *Dermatobia hominis* em Campo Grande, Mato Grosso do Sul. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, **22**, 114–118.
- Grisales, D., Wolff, M. & de Carvalho, C.J.B. (2012a) Neotropical Fanniidae (Insecta: iptera): new species of *Euryomma* Stein from Colombia. *Journal of Natural History*, **46**, 803–829.
- Grisales, D., Wolff, M. & de Carvalho, C.J.B. (2012b) Neotropical Fanniidae (Insecta, Diptera): new species of *Fannia* from Colombia. *Zootaxa*, **3591**, 1–46.
- Grisales, D., Domínguez, M.C. & de Carvalho, C.J.B. (2012c) Revision of Central American species of *Euryomma* Stein (Diptera, Fanniidae), with description of two new species and updates of distributional records. *Revista Brasileira de Entomologia*, **56**, 451–457.
- Heath, T.A., Hedtke, S.M. & Hillis, D.M. (2008) Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses. *Journal of Systematics and Evolution*, **46**, 239–257.
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & Waard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**, 313–321.
- Hedtke, S.M., Townsend, T.M. & Hillis, D.M. (2008) Resolution of Phylogenetic Conflict in Large Data Sets by Increased Taxon Sampling. *Systematic Biology*, **55**, 522–529.
- Hennig, W. (1965) Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **141**, 1–100.
- Hillis, D. M. (1996) Inferring complex phylogenies. *Nature*, **383**, 130–131.
- Holloway, B.A. (1985) Larvae of New Zealand Fanniidae (Diptera: Calyptrata). *New Zealand Journal of Zoology*, **11**, 239–257.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. (2001) MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, **17**, 754–755.
- Katoh, K. & Standley, D.M. (2013) MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Molecular Biology and Evolution*, **30**, 772–780.
- Kutty, S.N., Pape, T., Pont, A., Wiegmann, B.M., Meier, R. (2008) The Muscoidea (Diptera: Calyptratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 639–652.

- Kutty, S.N., Pape, T., Wiegmann, B.M., Meier, R. (2010) Molecular phylogeny of the Calyptratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine's fly. *Systematic Entomology*, **35**, 614–635.
- Malloch, J.R. (1934) Muscidae. *Diptera of Patagonia and South Chile. Part 7, Fascicle 2*. pp. 171–346. British Museum (Natural History), London.
- Marinho, M.A.T., Junqueira, A.C.M., Paulo, D.F., Esposito, M.C., Villet, M.H. & Azeredo-Espin, A.M.L. (2012) Molecular phylogenetics of Oestroidea (Diptera: Calyptratae) with emphasis on Calliphoridae: Insights into the inter-familial relationships and additional evidence for paraphyly among blowflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **65**, 840–854.
- McAlpine, J.F. (1981) Morphology and terminology – Adults. *Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1*. (ed. J.F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth and D. M. Wood), pp. 9–63. Research Branch Agriculture Canada Monograph, Ottawa, Ontario.
- McAlpine, J.F. (1989) Phylogeny and classification of the Muscomorpha. *Manual of Nearctic Diptera. Vol. 3*. (ed. J.F. McAlpine and D.M. Wood), pp. 1397–1518. Agriculture Canada Monograph No. **32**. Ottawa, Ontario.
- Mirande, J.M. (2009) Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, **25**, 574–613.
- Moore, A. & Savage, J. (2005) A taxonomic revision of Piezura Rondani (Diptera: Fanniidae). *Zootaxa*, **1096**, 41–59.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**, 467–494.
- Nihei, S.S. & de Carvalho, C.J.B. (2007) Systematics and biogeography of Polietina Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical areas relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*, **32**, 477–501.
- Nixon, K.C. (2002) WINCLADA, Version b0.9.99m24 [WWW document]. URL http://www.cladistics.com/about_winc.htm [accessado 23 de março de 2014].
- Page, D.M. & Holmes, E.C. (2006) Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach. pp. 417. Blackwell Science Ltd, Malden, Maryland.
- Pont, A.C. & de Carvalho, C.J.B. (1997) Neotropical Fanniidae (Diptera): A key to the *Fannia anthracina* Group. *Entomologist's Monthly Magazine*, **130**, 229–237.
- Pont, A.C. (1997) A revision of Australian Fanniidae (Diptera: Calyptrata). *Australian Journal of Zoology, (Supplement)*, **51**, 1–60.

- Posada, D. (2008) jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, **25**, 1253–1256.
- Quiroga, N.I. & Domínguez, M.C. (2010) A new species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) belonging to the *canicularis* species group, collected on pig carrion in the Yungas of the province of Jujuy, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **45**, 95–100.
- Rambaut, A. (2012) Tree Figure Drawing Tool Version 1.4.0. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburg. [WWW document]. URL <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> [Acessado 20 de fevereiro de 2014].
- Robertson, J.A., Ślipiński, A., Hiatt, K., Miller, K.B., Whiting, M.F. & Mchugh, J.V. (2012) Molecules, morphology and minute hooded beetles: a phylogenetic study with implications for the evolution and classification of Corylophidae (Coleoptera: Cucujoidea). *Systematic Entomology*, **38**, 209–232.
- Rodríguez, F., Oliver, J.L., Marín, A., Medina, J.R. (1990) The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology*, **142**, 485–501.
- Rozkošný, R., Gregor, F. & Pont, A.C. (1997) The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Bohemicae Brno*, **31**, 1–80.
- Seago, J.M. (1954) The PusioGroup of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy, with descriptions of the new species. *American Museum Novitates*, **1699**, 1–14.
- Sereno, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, **23**, 565–587.
- Sereno, P.C. (2009) Comparative cladistics. *Cladistics*, **25**, 624–659.
- Stuckenberg, B.R. (1999) Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology to the flagellum. *Studia dipterologica*, **6**, 33–48.
- Tamura, K. (1992) Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. *Molecular Biology and Evolution* **9**, 678–687.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* **28**, 2731–2739.
- Vaidya, G., Lohman, D.J. & Meier, R. (2011) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, **27**, 171–180.
- Wang, M.-F., Zhang, D. & Ao, H. (2010) Phylogeny and biogeography of the genus *Piezura* Rondani (Diptera: Fanniidae). *Zootaxa*, **2412**, 53–62.
- Wendt, L.D. & de Carvalho, C.J.B. (2007) Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil – I: nova espécie e chave de identificação de *Euryomma* Stein. *Revista Brasileira de Entomologia*, **51**, 97–204.

- Wendt, L.D. & de Carvalho, C.J.B. (2009) Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil–II: Novas espécies e chave de identificação de *Fannia* Robineau–Desvoidy. *Revista Brasileira de Entomologia*, **53**, 171–206.
- Wendt, L.D. (2010) New species and new records of *Fannia* Robineau–Desvoidy (Diptera, Fanniidae) from the Brazilian Amazon Region. *Zootaxa*, **2575**, 38–48.
- Westwood, J.O. (1840) Order XIII. Diptera Aristotle. (Antliata Fabricius. Halteriptera Clairv.), Synopsis of the genera of British Insects. *An introduction to the modern classification of insects*. Vol 2, vi + 587 pp. Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, London.
- Whitfield, J.B. & Kjer, K.M. (2008) Ancient rapid radiations of insects: challenges for phylogenetic analysis. *Annual Review of Entomology*, **53**, 449–472.
- Wilkinson, M. (1995) A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, **11**, 297–308.
- Yang, Z., Goldman, N., Friday, A. (1994) Comparison of models for nucleotide substitution used in maximum likelihood phylogenetic estimation. *Molecular Biology and Evolution*, **11**, 316–324.
- Zwickl, D.J. (2006) Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, 115 p. The University of Texas at Austin.
- Zwickl, D.J. & Hillis, D.M. (2002) Increased Taxon Sampling Greatly Reduces Phylogenetic Error. *Systematic Biology*, **51**, 588–598.

ANEXOS

Anexo 1. Matriz de caracteres morfológicos para 57 espécies de Fanniidae e duas de Muscidae.

Táxons	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>E.aburrae</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>E.chillcotti</i>	?	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>E.chitarera</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>E.cornuatum</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>E.guane</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>E.muisca</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>E.nigrifemur</i>	?	?	0	?	?	?	0	1	?	0	0	1	1	1	0	0	?	0	1
<i>E.palpingens</i>	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>E.peregrinum</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>E.steini</i>	?	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>E.tahami</i>	?	?	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>E.uwa</i>	?	?	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Euryomma</i> sp. nov.1	?	?	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.embera</i>	?	?	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>F.chibcha</i>	?	?	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>F.grandis</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.lamosca</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.katios</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.dorsomaculata</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.obscurinervis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.7	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.iguaque</i>	?	?	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.chingaza</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.sumapaz</i>	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.pijao</i>	?	?	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.sutagao</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.quimbaya</i>	?	?	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.pusio</i>	?	?	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Fannia</i> sp. nov.1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.tumidifemur</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.antennata</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	1	1	?	1	0	?	?	1
<i>F.rufitibia</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	1	1	?	1	0	?	?	1
<i>F.albitarsis</i>	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.hirtifemur</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.penicillaris</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.vittata</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	1	1	?	1	0	?	?	1
<i>F.arcuata</i>	0	2	0	0	0	0	0	?	?	1	1	1	1	0	1	0	?	?	1
<i>F.benjamini</i>	0	0	0	0	2	0	0	?	?	1	1	1	1	0	1	0	?	?	1
<i>F.curvipes</i>	?	?	0	0	0	0	0	?	?	1	1	1	1	0	1	0	?	?	1
<i>F.neotomaria</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	1	1	?	1	0	?	?	1
<i>Fannia</i> sp. nov.9	?	?	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.8	?	?	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.11	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.12	0	2	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.euchaetophora</i>	?	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>F.petrochiae</i>	?	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>F.canicularis</i>	?	?	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>P.graminicola</i>	?	?	0	0	2	0	0	0	1	0	?	1	1	1	0	0	?	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.3	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fanniasp.</i> nov.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>P.pardalina pardalina</i>	?	?	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Fannia</i> sp. nov.6	?	?	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>F.scalar</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>O.aenescens</i>	?	?	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0

Anexo 2. Matriz concatenada dos fragmentos do gene mitocondrial CO1 e do gene ribossomal 28S para 15 espécies de Fanniidae e duas de Muscidae.

Espécies	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130
<i>F. obscurinervis</i>	tt taagtat	tttaattcga	gctgaattag	gacaccagg	agcactaatt	ggtgatgatc	aaatttaca	tgttattgta	acagctcatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	ctatcataat
<i>Fannia</i> sp. nov.3	tt taagtat	tttgattcga	gctgaactag	gacatccagg	agcattaatt	ggtgatgacc	aaatttataa	tgttattgta	acagctcatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	caatcataat
<i>F. lamosca</i>	tt taagtat	cctaattcga	gcagaattag	ggcaccagg	agcattaatt	ggtgatgacc	aaatttataa	tgttaattgtt	acagcacatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	caattataat
<i>M. semimarginata</i>	tc tgagaat	tttaattcgt	gcagaattag	gccatcctgg	tgctttaatt	ggtgatgacc	aaatttataa	tgttaattgtt	acagcacatg	catttattat	aatttttttt	atagttatac	ctattataat
<i>O. aenescens</i>	at taagaat	tttaattcga	gctgaattag	gtcaccagg	tgctcttatt	ggagatgatc	aaatttataa	tgttaattgta	acagctcatg	cttttattat	aattttcttt	atagtaatac	caattataat
<i>F. quimbaya</i>	tt taagtat	tttaattcga	gctgaattag	gacaccagg	agcactaatt	ggtgatgacc	aaatttataa	tgttattgta	acagctcacg	cctttattat	aatttttttt	atagttatac	cgattataat
<i>E. guane</i>	tt taagtat	tttaattcga	gctgaattag	gacatcctgg	agcactaatt	ggagatgacc	aaatttataa	tgttaattgta	acagctcatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	ctattataat
<i>Fannia</i> sp. nov.4	-----	tttaattcga	gctgaattag	ggcaccagg	agcattaatt	ggtgatgatc	aaatttataa	tgttattgta	acagctcatg	cttttattat	aatttttttt	atagttatac	caattataat
<i>Euryomma</i> sp. nov.1	tt taagtgt	tttaattcga	actgaattag	gacaccagg	agcattaatt	ggagatgacc	aaatttataa	tgttaattgtt	acagctcatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	caattataat
<i>P. graminicola</i>	-- -----	-----	-----	-----	-----	-----	aaatttataa	tgttaattgta	acagctcatg	ctttcattat	aatttttttt	atagtaatac	ctattataat
<i>P. pardalina pardalina</i>	tt taagtat	cctaattcga	gcagaattag	gacatcctgg	agcattaatt	ggagatgacc	aaatttataa	cgtaattgta	acagctcacg	cttttatcat	aatttttttt	atagtgatac	ctattataat
<i>F. coxata</i>	at taagtat	cctaattcga	gcagaattag	ggcaccagg	ggcattaatt	ggagatgatc	aaatttataa	tgttaattgtt	acagcacatg	cttttattat	gatttttttt	atagtaatac	caattataat
<i>Fannia</i> sp. nov.6	-- -----	tttaattcga	gctgaactag	gacatccagg	agcattaatt	ggagatgatc	aaatttataa	tgttattgta	acagctcacg	cttttattat	aatttttttt	atagttatac	ctattataat
<i>F. tumidifemur</i>	tc taagtat	tcttattcga	gctgaattag	gacaccagg	agcattaatt	ggagatgacc	aaatttataa	tgttaattgtt	acagcacatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	caattataat
<i>F. canicularis</i>	tt taagtat	tctaattcga	gctgaattag	gtcatcctgg	agctttaatt	ggtgatgatc	aaatttataa	tgttaattgtt	acagctcatg	cttttattat	aatttttttt	atagtaatac	ctattataat
<i>F. pusio</i>	-- -----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia</i> sp. nov.2	-- -----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Espécies	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260
<i>F. obscurinervis</i>	tggaggattt	ggtaattgat	tagttccttt	aatattagga	gcccctgata	tagcatttcc	tcgaataaat	aatataagct	tttgattact	accaccagct	ttaactttac	ttttagtaag	cagtagattt
<i>Fannia</i> sp. nov.3	tggaggattt	ggtaattgat	tagttccttt	aatattagga	gctcctgaca	tagcatttcc	tcgaataaac	aatataagtt	tctgattatt	accaccagct	ttaactctac	ttttagttag	cagtagattg
<i>F. lamosca</i>	tggaggattt	ggtaactgat	tagtcctttt	aatactagga	gcccagata	tagcatttcc	acgaataaat	aatataagtt	tttgacttct	accaccagca	ttaacacttc	ttttagtaag	ctctatagtg
<i>M. semimarginata</i>	tggaggattt	ggaaattgat	tagttccttt	aatattagga	gctcctgata	tagcctttcc	tcgaataaat	aatataagtt	tttgattatt	acctcctgca	ttaacattat	tattagttag	tagtagattg
<i>O. aenescens</i>	tggaggattt	ggaaattgat	tagttccatt	aatattagga	gctcctgata	tagcctttccc	tcgaataaat	aatataagtt	tttgattatt	accacctgca	ctaactttat	tattagttag	aagaatagta
<i>F. quimbaya</i>	tggaggattt	ggtaattgat	tagtaccatt	aatgctagga	gctcctgata	tagcattccc	tcgaataaat	aatataagtt	tttgactgct	acctccagct	ttaaccttac	ttttagtaag	tagtagattg
<i>E. guane</i>	tggaggattt	ggaaattgat	tagttccttt	aatattagga	gctcctgata	tagcctttcc	tcgaataaat	aatataagtt	tctgattatt	acctccagct	ttaaccttac	ttctttagta	tagtagattg
<i>Fannia</i> sp. nov.4	tggaggattt	ggtaattgat	tagttccatt	aatattagga	gcccctgata	tagcctttcc	tcgaataaat	aatataagtt	tttgattact	tccccagct	ttaactttac	ttttagttag	cagtagattg
<i>Euryomma</i> sp. nov.1	tggaggattt	ggaaattgat	tagtaccttt	aatattagga	gctcctgata	tagcattccc	tcgaataaat	aacataagtt	tttgattact	tccccagct	ttaaccttac	ttttagtaag	aagtagattt
<i>P. graminicola</i>	tggaggattt	ggaaattgat	tagttccttt	aatattagga	gctcctgata	tggcatttcc	acgaataaac	aatataagtt	tttgattatt	acccccagct	ttaactttgc	tgttagtgag	aagtagattg
<i>P. pardalina pardalina</i>	tggaggattt	ggaaattgat	tagttccatt	aatattagga	gctcctgata	tggcattccc	tcgaataaac	aatataagct	tttgattact	acctccagct	ttaactctat	tgttaataag	tagtagattg
<i>F. coxata</i>	tggaggattt	ggtaactgat	tagtcctttt	aatactggga	gctccagata	tagcattccc	acgaataaac	aatataagtt	tttgattact	accacctgca	ttaactttac	ttttagtaag	ctctatagtt
<i>Fannia</i> sp. nov.6	tggaggattt	ggaaattgac	tagttccttt	aatattagga	gctccagata	tagcatttcc	acgaataaat	aatataagtt	tttgattact	acctccagca	ttaactttac	ttttattaag	ccgtagattg
<i>F. tumidifemur</i>	tggaggattt	ggtaactgat	tagtcctctt	aatactagga	gctccagata	tagcatttcc	acgaataaac	aatataagtt	tttgattatt	acccccagca	ttaactttac	ttttagttag	ctctatagtt

<i>F. canicularis</i>	tggtggattt	ggtaattgat	tagtaccttt	aatattagga	gctcctgata	tagcatttcc	tcgaataaat	aataataagat	tttgattatt	acctccagct	ttaactttat	tactagtaag	aagtatagta
<i>F. pusio</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.2</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Espécies	270	280	290	300	310	320	330	340	350	360	370	380	390
<i>F.obscurinervis</i>	gaaaacggag	ctggtacagg	ttgaactggt	taccacactt	tatcttctaa	cattgcacat	ggaggagctt	cggttgatct	agcaattttt	tctcttcatt	tagctggaat	ttcatctatt	ttaggagctg
<i>Fannia sp. nov.3</i>	gaaaacggag	ctggtacagg	ttgaactggt	taccctcctt	tatcatctaa	tattgctcat	ggaggagctt	ctgttgattt	agcaattttt	tctttacatc	ttgcaggat	ttcatccatt	ttaggagctg
<i>F. lamosca</i>	gaaaatggag	ctggtacggg	atgaactggt	taccacctc	tatcttctaa	cattgcacat	ggagggtcct	cagttgatct	agccattttt	tctctacatt	tagctggaat	ttcatctatt	ttaggagccg
<i>M. semimarginata</i>	gaaaaggggtg	ctggaacagg	gtgaactgta	taccctcctt	tatcttctat	tattgcccac	ggtggagctt	ctgtagattt	agccattttt	tctttacatt	tagctggaat	ttcctctatt	ttaggagccg
<i>O. aenescens</i>	gaaaatgggg	ctggtacagg	ttgaactggt	taccctcctt	tatcttctaa	tattgctcat	ggaggagctt	ctgttgattt	agcaattttc	tctttacatt	tagcaggaat	ttcttctatt	ttaggagcag
<i>F. quimbaya</i>	gaaaacggag	ctggtactgg	ttgaactggt	taccacactt	tgcatcttaa	catcgctcac	ggaggagctt	ccgttgattt	agcgattttt	tctcttcatt	ttgcgggaat	ttcatctatt	ttaggagctg
<i>E. guane</i>	gaaaatggag	ctggaactgg	ttgaactggt	tatcctcctc	tttcttctaa	tattgctcat	ggaggagctt	ctgtagattt	agcaattttt	tctttacatc	ttgcaggaat	ttcatctatt	ttaggagctg
<i>Fannia sp. nov.4</i>	gaaaacggag	ctggtacagg	ctgaactggt	tatccacctt	tatcatctaa	tatcgacat	agaggagctt	ctgttgacct	agcaattttt	tctctcacc	ttgccggaat	ctcatctatt	ttaggagctg
<i>Euryomma sp. nov.1</i>	gaaaatggag	ctggtactgg	ttgaactggt	taccctcctt	tatcatctgt	aattgctcat	ggtggagctt	cagttgatct	agcaattttt	tctctacatt	tagccggaat	ttcatcaatt	ttaggagcag
<i>P. graminicola</i>	gaaaatggag	ctggtacagg	ttgaactggt	tacccccac	tttcatctaa	tattgctcat	ggaggagctt	cagttgactt	ggcaattttt	tctcttcatt	ttgctggaat	ttcttctatt	ttaggagctg
<i>P. pardalina pardalina</i>	gaaaacggag	ctggtactgg	ttgaactggt	taccctccac	tttcatctaa	catcgctcat	ggaggagctt	cagttgatct	agccattttt	tcacttcatt	ttgctggaat	ttcatctatt	ttaggagccg
<i>F. coxata</i>	gaaaatggag	ctggtactgg	ttgaactggt	tacccccac	tatcttctaa	cattgctcac	ggaggagctt	cagttgatct	agctattttc	tcgcttcatt	tagctggaat	ttcatcaatt	ttaggagctg
<i>Fannia sp. nov.6</i>	gaaaacggag	ctggtacagg	ttgaactggt	tacccccac	tctcatttaa	tatcgctcat	ggaggagctt	ctgttgattt	agatatttca	tggagtcact	tagcaggaat	ttcatctatt	ttaggagctg
<i>F. tumidifemur</i>	gaaaatggag	ctggtacagg	ttgaactggt	taccaccac	tatcttctaa	cattgctcac	ggaggagctt	cagttgatct	agctattttt	tccttcatt	tagctggaat	ttcatcaatt	ttaggagctg
<i>F. canicularis</i>	gaaaatggag	ctggtactgg	ttgaactggt	taccctccac	tttcatctaa	cattgctcat	agaggagctt	cagttgatct	agcaattttc	tctcttcatt	tcgcaggat	ttcatctatt	ttaggagctg
<i>F. pusio</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.2</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Espécies	400	410	420	430	440	450	460	470	480	490	500	510	520
<i>F.obscurinervis</i>	taaatttcat	tactacagta	attaacatac	gatcaattgg	aatcacattt	gatcgaatac	ctttattcgt	ttgatccgta	gtaattacag	ctttattatt	acttttatct	ttacctgtat	tagctggagc
<i>Fannia sp. nov.3</i>	taaattttat	tacaacagta	attaatatac	gatcagttgg	aattacttta	gatcgaatac	ctttatttgt	ttgatccggt	gtaattacag	ctttattatt	acttttatct	ttacctgt--	-----
<i>F. lamosca</i>	taaattttat	tactactgta	attaatatac	gatctactgg	tattacattt	gaccgaatgc	ctctatttgt	gtgatctggt	gtaattacag	ccttattatt	gttattatct	cttctgtat	tagcwggtgc
<i>M. semimarginata</i>	taaattttat	tactacagtt	attaatatac	gatcaacagg	aatcacattt	gatcgaatac	ctctatttgt	atgatcagta	gtaattacag	ctttattatt	attattatcc	ttaccggtat	tagcc----
<i>O. aenescens</i>	taaattttat	tactactgta	attaatatac	gatctactgg	aattacattt	gatcgaatac	cattatttgt	ttgatcagta	gttattactg	ctcttttatt	attattatct	cttccagttt	tatcaggagc
<i>F. quimbaya</i>	taaattttat	tactacagta	attaatatac	gagcaattgg	aattacattt	gatcgaatac	ctttatttgt	atgatcagtt	gtaattacag	ctttattatt	acttttatct	ttacctgtat	tagcgggagc
<i>E. guane</i>	taaattttat	tactactggt	atcaatatac	gatctactgg	aattacattt	gatcgaatgc	ctttatttgt	ttgatctgta	gtaattacag	ctcttttatt	attattatct	ttacctgtat	tagcaggagc
<i>Fannia sp. nov.4</i>	taaatttcat	tactacagta	attaatatac	gatcaattgg	aattactttt	gatcgatac	ctttattcgt	atgatcagtt	gtaattacag	ctctattact	acttttatct	ttacctgtat	tagctggagc
<i>Euryomma sp. nov.1</i>	taaattttat	tacaactggt	attaatatac	gatctactgg	tcttactctt	gatcgaatac	ccttatttgt	ttgatctgta	gtaattacag	cttttttatt	acttttatct	ttacctgttt	tagcaggagc
<i>P. graminicola</i>	taaattttat	tactacagta	attaatatac	gatcaactgg	aattacattt	gaccgaatac	ctctatttgt	ttgatcagta	gtaattacag	cattattggt	acttttatct	ttacctgtat	tagcaggagc
<i>P. pardalina pardalina</i>	taaattttat	tacaacagtt	atcaatatac	gatctactgg	tattacattt	gatcgaatgc	ctttatttgt	ttgatcagta	gtaattacag	cattattatt	acttttatcc	ttgccagtat	tagcaggagc
<i>F. coxata</i>	taaattttat	taccaccgtt	attaatatac	gatcaactgg	ta-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

<i>Fannia sp. nov.6</i>	taaattttat	tattactgta	attaatatac	gatcaactgg	aattacattc	gatcgtatac	ccttatttgt	ttgatctgtt	gtaattacag	ctttattatt	attattatct	ttaccagtat	tagctgggtgc
<i>F. tumidifemur</i>	tgaattttat	tactacagtt	attaatatac	gatcaactgg	tattacattt	gatcgaatac	ctttatttgt	ttgatctgtt	gtaattacag	ctttattatt	attattatca	ttacctgtac	tagctgggtgc
<i>F. canicularis</i>	taaattttat	tacaactgta	attaatatac	gatctactgg	aattacattt	gatcgaatac	ctttatttgt	ttgatctgta	gttattacag	ctttattatt	acttttatct	ttaccagtat	tagctgggagc
<i>F. pusio</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.2</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Espécies	530	540	550	560	570	580	590	600	610	620	630	640	650
<i>F.obscurinervis</i>	tataaactaa	tcccattaca	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>Fannia sp. nov.3</i>	---?aactaa	tcccattaca	taagttatgt	taatttggtt	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	agtcccttggt	ccgtgtatca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>F. lamosca</i>	tataaactaa	tcccaacata	taagttatgt	taacttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>M. semimarginata</i>	---???????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	gttgtaataa	agttc----	-----	-----	-----	-----
<i>O. aenescens</i>	tataaactaa	tccc---ata	aaagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctgaatcttt
<i>F. quimbaya</i>	tataaactaa	tcccattaca	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>E. guane</i>	tat-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.4</i>	tataagctaa	tcccattaca	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>Euryomma sp. nov.1</i>	tataaactaa	tcccaacata	taagttatgt	taatttcgct	attaagtttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>P. graminicola</i>	tataaactaa	tcccaacata	taagttatgt	taatttcgct	attagttttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>P. pardalina pardalina</i>	tat???????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>F. coxata</i>	-----	tcccaacata	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>Fannia sp. nov.6</i>	tataaactaa	tcccatcata	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccgtggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>F. tumidifemur</i>	tataaactaa	tcccaacata	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>F. canicularis</i>	tat-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>F. pusio</i>	-----	tcccaacata	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt
<i>Fannia sp. nov.2</i>	-----	tcccattaca	taagttatgt	taatttcgct	attagggttt	ttaattccca	ataacttgca	aatatgttag	actccttggt	ccgtgtttca	agacgggtcc	cgaaggtatc	ctaaatcttt

Espécies	660	670	680	690	700	710	720	730	740	750	760	770	780
<i>F.obscurinervis</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aaacataaaa	attataaatt	aatatgatata	tataaaaatat	aaatatattaa	gcaccatata	taataaatct	atcaaacactt	tatcaaatcg	aaagcattta
<i>Fannia sp. nov.3</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aaacataaaa	attataaatt	aatatgatata	tataaaaatat	aaatatattaa	gcactatata	taataaatct	atcaaacactt	tatcaaatcg	aatgcattta
<i>F. lamosca</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aaacataaaa	attataaatt	aatatgatata	tataaaaatat	aaatatattaa	gcactatata	taataaatct	atcaaacactt	tatcaaatca	aaagcattta
<i>M. semimarginata</i>	-----	-----	-----	-----	-----	aatacatcat	tatagaatat	aaatatattca	gcactgtata	tgataaatct	atcaaacactt	tatcaaatca	atagcattta
<i>O. aenescens</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aaacataaaa	atcaatgatt	aatatgctat	tataaaaatat	aaatatattaa	gcactatata	taataaatct	atcaaacactt	tatcaaatca	aaagcattta
<i>F. quimbaya</i>	cgcattgtta	attatataag	tgcatataat	aaacataaaa	attataaatt	aatatgatata	tataaaaatat	aaatatattaa	gcaccatata	taataaatct	atcaaacactt	tatctaataca	aaagcattta
<i>E. guane</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.4</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aaacataaaa	attataaatt	aatatgaaat	tacaaaaatat	aaatatattaa	gcaccatata	taataaatct	atcaaacactt	tatcaaatcg	aatgcattta
<i>Euryomma sp. nov.1</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aagcataaaa	attataaatt	aatatgatata	tacaaaaatat	aaatatattaa	gcactatata	taataaatct	atcaaacactt	tatcaaatcg	ggagcattta
<i>P. graminicola</i>	cgcattgtta	atcatataag	tgcatataat	aagcataaaa	attataaatt	aatacgtat	tataaaaatat	aaatatattca	gcactatata	taataaatct	atcaaacactt	tatccaatca	agagcattta

<i>P. pardalina pardalina</i>	cgcatgttta	atcatataag	tgcatataat	aagcataaaa	attataaatt	aatatgctat	tataaaaat	aaatatttca	gcacatata	taataaatct	atcaacactt	tatccaatca	agagcattta
<i>F. coxata</i>	cgcatgttta	atcatataag	cgcatacaat	aaacataaaa	attaaaaaatt	aatatgatata	tataaaaat	aaatattttaa	gcactatata	taataaatct	atcaataactt	tatcaaatca	aaagcattta
<i>Fannia sp. nov.6</i>	cgcatgttta	atcatataag	tgcatataat	attcataaca	attttaaatt	gatatgatata	tataaaaat	aaatattttaa	gcactatata	taataaatct	atcaacactt	tatcaaatca	agagcattta
<i>F. tumidifemur</i>	cgcatgttta	atcatataag	tgcatacaat	aaacataaaa	attaaaaaatt	aatatgatata	tataaaaat	aaatattttaa	gcactatata	taataaatct	atcaataactt	tatcaaatca	aaagcattta
<i>F. canicularis</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>F. pusio</i>	cgcatgttta	atcatataag	tgcatataat	aaacataaaa	attttaaatt	tttatgccat	tataaaaat	aaatattttaa	gcactatata	caataaatct	atcaacactt	tatccaatca	agagcattta
<i>Fannia sp. nov.2</i>	cgcatgttta	atcatataag	tgcatataat	agacataaaa	attaaaaaatt	aatatgatata	tataaaaat	aaatattttaa	gcacatata	taataaatct	atcaacactt	tatcaaatct	aaagcattta

Espécies	790	800	810	820	830	840	850	860	870	880	890	900	910
<i>F.obscurinervis</i>	ttccgtgtta	aattgcaagc	aaaaataattg	gagtaaacac	gcaattgatac	ttttgataaaa	ttgatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atataggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>Fannia sp. nov.3</i>	tttcgtgtta	aattgcaagc	aaaaataattg	aaataaacac	gc-attgatac	ttttgataaaa	ttgatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atataggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>F. lamosca</i>	tttcgtgtta	aattgcaagc	aaaaataattg	gaataaacaa	gcaattgatac	ttttgataaaa	#NOME?	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attattataa	taattattat
<i>M. semimarginata</i>	ttctatgtta	aaatgcaagc	ataataattt	gaataaacaa	gccatcgatac	ttatgataaaa	taattgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	atttctcgaa	tattaaatat
<i>O. aenescens</i>	ttctatgtta	aattgcaagc	aaaataattt	gaataaacaa	gctaattgatac	ttatgataaaa	ttgtgtttgt	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attcatag	tatttaatac
<i>F. quimbaya</i>	cctcgtgtta	aattgcaagc	aaaataattg	aaataaacac	gccattgatac	ttttgataaaa	ttgatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atatagaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>E. guane</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.4</i>	ttccgtgtta	aattgcaagc	aaaaataattg	aaataaacac	gc-attgatac	ttttgataaaa	ttgatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atataggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>Euryomma sp. nov.1</i>	ttctgtgtta	aattgcaagc	aaaaataattg	aaataaacac	gcaatcgacc	ttttgataaaa	ttgattatgt	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacact	attattataa	taataattac
<i>P. graminicola</i>	ttctatgtta	aattgcaagc	aaaataattt	gaataaacac	gcaatcgatac	ttttgataaaa	ttgatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>P. pardalina pardalina</i>	ttctatgtta	aattgcaagc	aaaataattt	gaataaacac	gcaatcgatac	ttttgataaaa	tttatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>F. coxata</i>	ttccgtgtta	aattgcaagc	aaaataattg	taataaacaa	gcaattgatac	ttttgataaaa	-----	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attattataa	taattattat
<i>Fannia sp. nov.6</i>	ttacgtgtta	aattgcaagc	aaattaattg	taataaacac	gcagttgatac	ttttgataaaa	tt-atgatata	taatagatta	caatgtcctt	atataggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattac
<i>F. tumidifemur</i>	ttccgtgtta	aattgcaagc	aaaataattg	gaataaacaa	gcaattgatac	ttttgataaaa	-----	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attattataa	taattattat
<i>F. canicularis</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>F. pusio</i>	ttctatgtta	aattgcaagc	aaaataattt	gaataaacac	gcaattgatac	ttttgataaaa	ttgatgatgt	taatagatta	caatgtcctt	atatgggaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat
<i>Fannia sp. nov.2</i>	ttccgtgtta	aattgcaagc	aaaataattg	gaataaacac	gcaattgatac	ttttgataaaa	ttgatgatata	taatagatta	caatgtcctt	atatagaaa	aatgcacacc	attattataa	taataattat

Espécies	920	930	940	950	960	970	980	990	1000	1010	1020	1030	1040
<i>F.obscurinervis</i>	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac
<i>Fannia sp. nov.3</i>	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactgttt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac
<i>F. lamosca</i>	tacaattata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac
<i>M. semimarginata</i>	cacaatcata	acgatgaatt	ttccataatg	gatattcagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac
<i>O. aenescens</i>	catagtcata	acgatgaatt	ttccataatg	gatattcagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac
<i>F. quimbaya</i>	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactgttt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac
<i>E. guane</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.4</i>	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttggttac

<i>Euryomma</i> sp. nov.1	tacaagcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttgtttac
<i>P. graminicola</i>	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttgtttac
<i>P. pardalina pardalina</i>	cacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttgtttac
<i>F. coxata</i>	tacaattata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttgtttac
<i>Fannia</i> sp. nov.6	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	ttt???????	??????????	??????????
<i>F. tumidifemur</i>	tacaattata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtactattt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttgtttac
<i>F. canicularis</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>F. pusio</i>	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcatcgggc	ttaacctcta	agcagtttca	cgtacttttt	aactctctat	tcagagttct	tttcaacttt	ccctcacggg	acttgtttac
<i>Fannia</i> sp. nov.2	tacaatcata	atgatgaatt	tcccataatg	gatatttagg	ttcat?????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????

Espécies	1050	1060	1070	1080	1090	1100	1110	1120	1130	1140	1150	1160	1170
<i>F.obscurinervis</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>Fannia</i> sp. nov.3	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>F. lamosca</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>M. semimarginata</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	tggaatggt	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>O. aenescens</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	tggaatggt	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>F. quimbaya</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>E. guane</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia</i> sp. nov.4	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>Euryomma</i> sp. nov.1	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>P. graminicola</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>P. pardalina pardalina</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttgttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>F. coxata</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>Fannia</i> sp. nov.6	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>F. tumidifemur</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	cggaaatata	ctctagtaat	cattaacggt	atacgggcct	ggcaccctct
<i>F. canicularis</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>F. pusio</i>	tatcggtctc	atggttatat	ttagttttag	atggagttta	ccaccactt	agtgtctcac	tatcaagcaa	cacgactctt	tggaatggt	ctctagtaat	cattaacggt	gtacgggcct	ggcaccctct
<i>Fannia</i> sp. nov.2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????

Espécies	1180	1190	1200	1210	1220	1230	1240	1250	1260	1270
<i>F.obscurinervis</i>	ttgggtaatt	ggcctcattt	aagaaggact	taaatcggtta	atttctcata	ctagaaattg	aacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cattaaga
<i>Fannia</i> sp. nov.3	ttgggtaaat	ggcctcattt	aagaaggact	taaatcggtta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cattaaga
<i>F. lamosca</i>	atgggtaaat	ggcctcattt	aagaaggact	taaatcggtta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cattaaga
<i>M. semimarginata</i>	atggataaat	ggcctcattt	aagaaggact	taaatcggtta	atttctcata	ctagaaattg	aacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cataaaga
<i>O. aenescens</i>	atgggtaaat	ggcctcattt	aagaaggact	taaatcggtta	atttctcata	ctagaaattg	aacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cataaaga
<i>F. quimbaya</i>	ttgggtaaat	ggcctcattt	aagaaggact	taaatcggtta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccac	accctgcatc	tcgcatattgc	cattaaga

<i>E. guane</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Fannia sp. nov.4</i>	ttgggtaa	ggcctcatt	taaaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	agactgcatc	tcacattttg	ccttaaga
<i>Euryomma sp. nov.1</i>	ttgggtaa	ggcctcatt	aagaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cataaaga
<i>P. graminicola</i>	ttgggtaa	ggcctcatt	aagaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	ca--aaga
<i>P. pardalina pardalina</i>	ttgggtaa	ggcctcatt	aagaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	ca--aaga
<i>F. coxata</i>	atgggtaa	ggcctcatt	aagaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cataaaga
<i>Fannia sp. nov.6</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????
<i>F. tumidifemur</i>	atgggtaa	ggcctcatt	aagaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	gacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	cattaaga
<i>F. canicularis</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>F. pusio</i>	ttgggtaa	ggcctcatt	aagaaggact	taaatcgta	atttctcata	ctagaaattg	aacattccat	acactgcatc	tcacatttgc	ca--atga
<i>Fannia sp. nov.2</i>	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????	????????

Anexo 2. Diagnoses das espécies novas usadas como terminais nas análises cladísticas de Fanniidae com dados morfológicos e moleculares

***Euryomma* sp. nov. 1**

Diagnose. Os seguintes caracteres são autapomorfias para a espécie: inserção antenal acima da metade dos olhos, pós-pedicelo 5 vezes o comprimento do pedicelo, alcançando o epistoma; asa com microtriquias longas na superfície dorsal e ventral, veia radial (R_1) na superfície dorsal e ventral com cerdas no terço apical. Caracteres homoplásicos: alguns dos seguintes caracteres são compartilhados com as espécies de *Euryomma*, principalmente com *E. palpingens* e *E. steini*. Cerdas orbital inferior presente, palpo com o ápice amarelo; tórax sem listras no escuto, cerdas acrosticais pré-suturais ausentes, cerdas acrosticais pós-suturais ausentes, primeira cerda dorsocentral pré-sutural igual à segunda cerda dorsocentral pré-sutural; asa com margem superior entre a primeira, a segunda e a terceira veia radial mais escura; sintergito 1+2 e tergito 3 amarelo-transparente; esternito 5 com cerdas nos lóbulos apicais laterais, cercos fundidos até a metade posterior da placa cercal, placa cercal longa, passando a base do epândrio, surstilo tão longo quanto o epândrio, epifalo ausente.

Distribuição: Costa Rica (INBio), Colômbia (CEUA) e Equador (UTPL).

***Fannia* sp. nov. 1**

Diagnose. O seguinte caráter é autapomórfico para a espécie: tíbia média na superfície postero-ventral com cerda apical modificada (ornamentação) parecendo uma pequena folia. Caracteres sinapomórficos para o clado ao qual pertence: tarso anterior com os tarsômeros 3 a 5 achatados e fêmur posterior fracamente curvado. Caracteres homoplásicos: escapo com três cerdas, pós-pedicelo 1.5 vezes o comprimento do pedicelo; coxa posterior com cerdas na margem posterior; esternito 5 no dividido e com margem basal reta.

Distribuição: Colômbia (CEUA).

***Fannia* sp. nov. 2**

Diagnose. Autapomorfia para a espécie: tarso anterior com o quarto e quinto tarsômero branco-amarelado. Caracteres sinapomórficos para o clado ao qual pertence: tarso anterior com os tarsômeros 3 a 5 achatados e o fêmur posterior fracamente curvado. Caracteres homoplásicos e diagnósticos: parafaciália no terço médio tão larga como à frente no terço médio; tíbia posterior na superfície antero-ventral com 3-4 cerdas; fêmur posterior com tufo de cerdas anteroventrais medindo 1.5-2 vezes o comprimento da largura do fêmur; surstilo tão longo quanto o epândrio.

Distribuição: Colômbia (CEUA) e Equador (UTPL).

***Fannia* sp. nov. 3**

Diagnose. Nenhum caráter foi recuperado como autapomorfia para esta espécie. Caráter sinapomórfico para o clado ao qual pertence: olho com pilosidade densa. Caracteres homoplásicos: margem inferior do olho acima da inserção da vibrisa, pós-pedicelo 3-3.5 vezes o comprimento do pedicelo; primeira cerda dorsocentral pré-sutural mais curta que a segunda cerda dorsocentral pré-sutural, a metade de comprimento; fêmur posterior com tufo de cerdas anteroventrais iguais em comprimento à largura do fêmur; placa cercal longa, passando a base do epândrio, processo baciliforme com formato de gancho, surstilo tão longo quanto o epândrio.

Distribuição: Colômbia (CEUA).

***Fannia* sp. nov. 4**

Diagnose. Nenhum caráter foi recuperado como autapomorfia para esta espécie. Os seguintes são caracteres sinapomórficos para o clado ao qual pertence: e olho com pilosidade densa; tarso anterior com os tarsômeros 3 a 5 achatados; fêmur posterior fracamente curvado. Caracteres homoplásicos e diagnósticos: fêmur posterior na superfície ventral sem protuberância pré-apical; tíbia posterior na superfície antero-dorsal no terço médio com fileira de cerdas; placa cercal chegando até a base do epândrio.

Distribuição: Colômbia (CEUA).

***Fannia* sp. nov. 5**

Diagnose. Nenhum caráter foi recuperado como autapomorfia para esta espécie. Os seguintes são caráter sinapomórficos para os clados aos quais pertence: olho com pilosidade densa; fêmur posterior fracamente curvado. Caracteres homoplásicos e diagnósticos: parafaciália no terço médio tão larga como a fronte no terço médio; cerda pré-alar posterior mais comprida que a cerda pré-alar anterior; tíbia média na superfície dorsal curvada.

Distribuição: Colômbia (CEUA).

***Fannia* sp. nov. 6**

Diagnose. Não foram recuperados caracteres autapomórficos para esta espécie. Os seguintes caracteres são homoplásicos e diagnósticos: pós-pedicelo 1.5 vezes a largura do pedicelo, parafaciália no terço médio tão larga como a fronte no terço médio, margem facial com projeção anterior; cerda pré-alar posterior com comprimento igual à cerda pré-alar anterior; caliptra inferior alongada; coxa posterior sem cerdas no ápice da margem posterior; epândrio com processos basais longos, ausência de processo baciliforme.

Distribuição: Colômbia (CEUA).

***Fannia* sp. nov. 7**

Diagnose. Os caracteres autapomórficos para a espécie são: segundo tarsômero anterior com espinho ventral forte e coxa posterior na superfície ventral com cerdas fortes e longas com formato de gancho. Os seguintes caracteres são sinapomorfias para os clados aos quais pertence esta espécie: olho com pilosidade densa; tarso anterior com o quinto tarsômero achatado e com os tarsômeros 1 a 4 parcialmente branco-amarelados; catepisterno com espinho ventral forte; fêmur posterior fracamente curvado. Caracteres homoplásicos: macho com olhos amplamente separados (dicóptico), pilosidade dos olhos esparsa, margem inferior do olho no mesmo nível da inserção da vibrisa, cerdas orbitais superior e inferior presentes, parafaciália, no terço médio, mais estreita que a largura da fronte no terço médio; sétulas do lóbulo pós-pronotal esparsas e curtas; asa hialina; fêmur castanho com o ápice amarelado; tíbia média na superfície dorsal curvada e processo baciliforme reto.

Distribuição: Costa Rica (INBio).

***Fannia* sp. nov. 8**

Diagnose. Caráter autapomórfico para a espécie: tarso anterior com tarsômeros 1-3 parcialmente branco-amarelados. Os seguintes caracteres são sinapomorfias para os clados aos quais pertence esta espécie: olho com pilosidade densa; catepisterno com espinho ventral forte; tarso anterior com o quinto tarsômero achatado, segundo tarsômero na superfície ventral com grupo de cerdas formando um pente; fêmur posterior fracamente curvado. Caracteres homoplásicos: cerda do proepimero com formato de gancho e tarso anterior com tarsômeros cilíndricos.

Distribuição: Costa Rica (INBio).

***Fannia* sp. nov. 9**

Diagnose. Não foi recuperado nenhum caráter autapomórfico para esta espécie. Os seguintes caracteres são sinapomorfias para os clados aos quais pertence esta espécie: olho com pilosidade densa; fêmur posterior fracamente curvado; catepisterno com espinho ventral forte; tarso anterior com o quinto tarsômero achatado e com os tarsômeros 1 a 4 parcialmente branco-amarelados; segundo tarsômero na superfície ventral com grupo de cerdas formando um pente. Caracteres homoplásicos: olho com pilosidade esparsa; halter esbranquiçado; tíbia média com protuberância ventral basal fraca e fêmur posterior na superfície posterior sem protuberância pré-apical.

***Fannia* sp. nov. 10**

Diagnose. Caráter autapomórfico para a espécie: tíbia anterior com cerdas modificadas. O seguinte caráter é sinapomórfico para o clado ao qual pertence: olho com pilosidade densa. Caracteres homoplásicos: escapo com quatro cerdas, pós-pedicelo 3-3.5 vezes o comprimento do pedicelo, margem facial sem projeção

anterior; coxa posterior sem cerdas no ápice da margem posterior; fêmur posterior na superfície ventral fortemente curvado.

Distribuição: Costa Rica (INBio).

***Fannia* sp. nov. 11**

Diagnose. Os seguintes caracteres são autapomorfias para a espécie: coxa anterior com espinho, coxa média na superfície ventral com espinho e tíbia posterior sem cerdas na superfície antero-ventral. Caráter sinapomórfico para o clado ao qual pertence: olho com pilosidade. Caracteres homoplásicos: margem facial com projeção anterior forte; fêmur anterior escuro com ápice amarelado; esternito 5 com cerdas nos lóbulos apicais laterais e na linha central.

Distribuição: Costa Rica (INBio).

***Fannia* sp. nov. 12**

Diagnose. O caráter placa cercal formada pela fusão completa dos cercos é autapomórfico para a espécie. Caracteres homoplásicos: parafaciália no terço médio mais estreita que largura da fronte no terço médio; disco escutelar sem cerdas; tíbia média na superfície ventral com pubescência longa, quase ou da largura da tíbia, tíbia posterior na superfície antero-dorsal no terço médio com duas cerdas; placa cercal longa, passando a base do epândrio e processo baciliforme reto.

Distribuição: Costa Rica (INBio).

CAPITULO II

EVOLUÇÃO BIOGEOGRÁFICA DAS LINHAGENS NEOTROPICAIS DE FANNIIDAE (INSECTA, DIPTERA): O COMPONENTE NOROESTE DA REGIÃO NEOTROPICAL

RESUMO

Fanniidae é uma família de moscas caliptradas encontradas em todas as regiões biogeográficas. Atualmente são reconhecidos quatro gêneros, *Australofannia* Pont, *Euryomma* Stein, *Fannia* Robineau-Desvoidy e *Piezura* Rondani. Na região Neotropical existem até agora 108 espécies descritas em dois gêneros, *Euryomma* (19 espécies) e *Fannia* (89 espécies). A única análise biogeográfica para o grupo foi realizada usando uma análise de Dispersão-Vicariância (DIVA) com dados morfológicos de espécies de todas as regiões biogeográficas. Da região Neotropical foram usadas principalmente espécies austrais. A partir dessa hipótese foi proposta a origem pangeica para Fanniidae, entre o Jurásico superior e o Cretáceo inferior. Contudo, não houve estimativa de tempos de divergência dos clados analisados. Tendo em conta a grande diversidade de espécies de Fanniidae na região Neotropical são necessários estudos biogeográficos detalhados que iluminem o entendimento da histórica biogeográfica do grupo nas Américas. O objetivo do presente trabalho foi propor uma hipótese biogeográfica de diversificação no espaço e no tempo das linhagens neotropicais de Fanniidae, com ênfase no componente noroeste, a partir de uma hipótese filogenética com o uso de dados morfológicos e moleculares. Para alcançar este objetivo foram realizadas análises filogenéticas e estimativa dos tempos de divergência usando a abordagem bayesiana, e reconstrução de eventos de dispersão e vicariância pelo S-DIVA, com um total de 57 espécies de Fanniidae e duas espécies de Muscidae. Os relacionamentos filogenéticos e a estimativa do tempo de divergência foram inferidos através do modelo de relógio relaxado não correlacionado lognormal. A reconstrução da história biogeográfica das linhagens do componente noroeste indica que a distribuição ancestral foi América Central e o norte dos Andes. As espécies ancestrais de Fanniidae ocuparam o noroeste da América do Sul ao redor de 41–18 Ma., entre o Eoceno Médio e o Mioceno inferior, e a partir dali houve diversas expansões e eventos vicariantes que deram origem à diversificação de linhagens recentes andinas (norte dos Andes e dos Andes Centrais), e em áreas de terras baixas como o Chocó, a Amazônia, o Escudo da Guiana, o Chaco e o Sudeste da América do Sul. Os eventos biogeográficos que deram origem à distribuição das linhagens de Fanniidae nesta área são corroborados com dados de eventos geológicos como a conexão GAARlandia, o modelo de formação do Istmo de Panamá, incursões marinhas (Norte e Oeste), a elevação das Cordilheiras Central e Oriental (norte dos Andes) e o fechamento do Istmo do Panamá.

Palavras-chave: *Fannia*, *Euryomma*, distribuição ancestral, região Neotropical, tempo de divergência.

ABSTRACT

Fanniidae is a family of calyptrate flies found in all biogeographical regions. Currently four genera are recognized, *Australofannia* Pont, *Euryomma* Robineau-Desvoidy *Fannia* Stein and *Piezura* Rondani. In the Neotropical region there are 108 species described in two genera, *Euryomma* (19 species) and *Fannia* (89 species). The only biogeographical analysis for the group was performed using an analysis of Dispersion-Vicariance (DIVA) with morphological data and species of all biogeographic regions. From Neotropical region mainly southern species were used. An hypothesis of pangeic origin of Fanniidae, between the upper Jurassic and lower Cretaceous was proposed. However, divergence times of clades were not analyzed. Taking into account the great diversity of species of Fanniidae in this region, especially in the Northwest component (Central America + Northwest of South America), studies are needed to understand the biogeographical history of the group in the Americas. This study aims to propose a hypothesis of biogeographical diversification of the Fanniidae from the Northwest component, based on a phylogenetic hypothesis using morphological and molecular data. To achieve this goal phylogenetic and divergence times estimation analyses were conducted using Bayesian approaches. A reconstruction of dispersion and vicariance events was conducted through S-DIVA with a total of 57 Fanniidae species and two species of Muscidae. Phylogenetic relationships and divergence time estimation were inferred through the uncorrelated lognormal relaxed clock model. The reconstruction of the biogeographical history of the Northwest component lineages indicates that ancestral distribution was in Central America and North of the Andes. The ancestral species of Fanniidae occupied northwestern South America around 41-18 Ma., between Middle Eocene and Early Miocene. Subsequently, several expansions and vicariance events enabled the diversification of recent Andean lineages (North of the Andes and the Central Andes) as well as lineages from lowland areas like Chocó, the Amazon, the Guyana Shield, the Chaco and southeastern South America. The events related to the biogeographical evolution of the Fanniidae lineages in this area are supported by data from geological events as the GAARlandia connection, the model of the isthmus of Panama formation, marine incursions (North and West), the elevation of the Central and Eastern Ranges (North of the Andes) and the closure of the isthmus of Panama.

Keywords: *Fannia*, *Euryomma*, ancestral distribution, Neotropical region, time of divergence.

1. INTRODUÇÃO

Fanniidae Schnabl é uma família de moscas caliptradas encontradas em todas as regiões biogeográficas. As Regiões Paleártica (109 espécies), Neártica (108 espécies), Neotropical (108 espécies) e Oriental (100 espécies), possuem uma diversidade maior do que as regiões Australiana e Oceânica (14 espécies) e Afrotropical (12 espécies) (Pont, 1977, 1980, 1986, 1989; Carvalho *et al.*, 2003; Couri & Winagraski, 2005; Wang *et al.*, 2010a; Wendt & Carvalho, 2009; Wendt, 2010; Quiroga & Domínguez, 2010; Grisales *et al.*, 2012 a, b, c).

As espécies desta família podem ser encontradas em diversos tipos de ambientes e estão relacionadas com material orgânico em decomposição, e consequentemente, várias espécies possuem relação sinantrópica, e são de importância sanitária, forense e médica (Chillcott, 1961; Rozkošný *et al.*, 1997; de Carvalho & Mello-Patiu, 2008; Domínguez & Aballay, 2008; Barbosa *et al.*, 2009; Quiroga & Domínguez, 2010).

Muitas espécies estão associadas a ecossistemas de floresta, de deserto e de regiões montanhosas nos Andes e na América Central (Domínguez, 2007; Domínguez & Aballay 2008; Grisales *et al.*, 2012 a, b, c). Em áreas florestadas é possível observar machos pairando, formando pequenos enxames, enquanto as fêmeas permanecem na vegetação (Chillcott, 1961).

As larvas são trimórficas e saprófagas e são encontradas em fungos, material orgânico em decomposição, ninhos de abelhas (Chillcott, 1961; Malloch, 1934; Holloway, 1985), ninhos de aves e mamíferos, e em associação com o guano de morcegos nas cavernas (Rozkošný *et al.*, 1997). Nesses substratos se alimentam de microorganismos, hifas, esporos de fungos e pólen (Holloway, 1985; Rozkošný *et al.*, 1997).

Atualmente são reconhecidos quatro gêneros: *Fannia* Robineau-Desvoidy, 1830 (cerca de 300 espécies); *Piezura* Rondani, 1866 (cinco espécies); *Euryomma* Stein, 1899 (19 espécies) e *Australofannia* Pont, 1977, gênero monotípico da Austrália. Um novo gênero, endêmico da Nova Zelândia foi indicado na análise cladística das espécies austrais de *Fannia*, mas uma descrição formal não foi ainda realizada (Domínguez & Roig-Juñent 2008).

Na região Neotropical existem até agora 108 espécies descritas em dois gêneros, *Fannia* com 89 espécies e *Euryomma* com 19 espécies (Albuquerque *et al.*, 1981; de Carvalho *et al.*, 2003; Couri, 2004, 2005; Couri & Winagraski, 2005; Domínguez, 2007; Domínguez & Aballay, 2008; Wendt & de Carvalho, 2009; Wendt, 2010; Quiroga & Domínguez, 2010; Grisales *et al.*, 2012 a, b, c). Entretanto, esta quantidade de espécies pode não representar completamente a diversidade de Fanniidae na região e isto é corroborado

pela grande quantidade de novas espécies sendo encontradas nos últimos anos, principalmente no componente noroeste (Couri, 2005; Grisales *et al.*, 2012 a, b, c).

Tendo em conta a grande diversidade de espécies no grupo, ainda não foram realizados estudos biogeográficos detalhados com Fanniidae Neotropical. A partir de dados de distribuição geográfica, dados ecológicos e do relacionamento filogenético dos táxons, a biogeografia gera hipóteses para a história dos organismos de interesse, assim como princípios gerais que ajudam a elucidar a história de grupos não estudados (Liebherr, 1998).

A única análise biogeográfica realizada com o grupo, com dados morfológicos e usando uma análise de Dispersão-Vicariância (DIVA), sugere a origem Gondwânica, com a fauna austral da região Neotropical mais relacionada à fauna da Nova Zelândia e Austrália (Domínguez & Roig-Juñent, 2011). Baseados em datações moleculares de Diptera e de grupos próximos de Fanniidae (*e.g.* Muscidae), Löwenberg-Neto *et al.* (2012) não aceitaram esta hipótese, e sugeriram uma origem mais recente de Fanniidae, no Paleogêneo Inferior (65.5 Ma.), com poucos eventos vicariantes e muitas expansões de distribuição durante o Cenozoico.

As espécies Neotropicais utilizadas na análise de Domínguez & Roig-Juñent (2011) foram principalmente austrais, sem incluir espécies do componente noroeste Neotropical. Chillcott (1961) sugeriu uma possível dispersão de Fanniidae nas Américas, desde América do Norte a América do Sul. No entanto, esta hipótese não foi testada por Domínguez & Roig-Juñent (2008). Desta forma, ainda não está claro como foi a evolução do grupo nesta área e suas relações com a fauna da América Central, América do Norte e restante da América do Sul.

Diversos estudos (Amorim & Pires, 1996; Morrone, 2006; Nihei & de Carvalho, 2007) discutiram as relações biogeográficas da região Neotropical através de uma perspectiva evolutiva e propuseram um relacionamento do noroeste da América do Sul com a América Central. Esta área é conhecida como Componente Noroeste e inclui a América Central, os ambientes tropicais do México ao longo da costa Pacífica e Atlântica e a porção noroeste da América do Sul (Amorim & Pires, 1996, Amorim 2009, 2011). O noroeste da América do Sul é considerado um domínio dentro da Sub-região Caribe e inclui 11 províncias biogeográficas localizadas nos seguintes países: Colômbia, Venezuela, Equador, ilhas de Trinidad e Tobago e o norte do Peru (Morrone, 2006).

A história biogeográfica da América do Norte e América do Sul tem sido objeto de fascínio de gerações de biogeógrafos. As grandes questões estão relacionadas às relações entre a fauna e a flora destas áreas, sua origem na América do Norte ou na América do Sul, e nos casos de expansão de distribuição geográfica, quando os táxons migraram de um continente para outro (Donnelly, 1988).

A hipótese da existência de “pontes de terra” entre América do Norte e América do Sul, durante o Cenozoico e anteriores ao fechamento do istmo de Panamá, serviram para explicar a migração de fauna

entre essas áreas. O acúmulo de sedimento oceânico (pelágico) de diferente origem nas bacias do Atlântico e do Pacífico, isoladas após o aparecimento das pontes de terra, servem para testar esta hipótese (Donnelly, 1988). As diferenças existem e podem ser encontradas no Caribe e significam a interrupção do fluxo de água nas profundidades que pode significar o fechamento tectônico ou a formação de uma cadeia de ilhas (Donnelly, 1988). Do Oligoceno Inferior ao Mioceno Inferior (40-16 Ma.) o continuo movimento da placa do Caribe fechou a profunda conexão oceânica no istmo da América Central. Evidências fósseis sugerem que o arco formado por ilhas serviu como uma ponte disponível para a migração limitada de fauna terrestre entre as Américas (Donnelly, 1988).

Savage (1982) analisou a herpetofauna da América Central e das Antilhas e concluiu que as Antilhas serviram de conexão entre América do Norte e América do Sul no início do Cenozoico. Isto explica a dispersão de inúmeros táxons da América Central a América do Sul, padrão encontrado nas angiospermas, peixes, anfíbios e répteis, com exceção dos mamíferos que já existiam na América do Sul durante os eventos de vicariância entre a América do Norte, América do Sul e as Antilhas no Cenozoico (Liebherr, 1988).

As evidências disponíveis para muitas linhagens de plantas sugerem uma dispersão para a América do Sul, anterior ao fechamento final do Istmo de Panamá. Estas migrações poderiam ter sido facilitadas pelas proto-Antilhas Maiores no Eoceno Inferior, aproximadamente 50 Milhões de anos (Ma.) e também pelas Antilhas Maiores e a Ponte Aves que formaram a conexão GAARlandia, entre o Eoceno e o Oligoceno (35-33 Ma.) (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Antonelli & Sanmartín, 2011).

Até o momento já foram realizados diversos estudos de biogeografia, sejam descritivos, históricos e com datação molecular, de grupos que apresentam distribuição na América do Norte, na América Central e na América do Sul. O objetivo é iluminar o entendimento da história, tanto biogeográfica quanto geológica, da biota das Américas e principalmente da região sul da América Central e o norte da América do Sul. Os grupos mais estudados foram os mamíferos (Amorim & Pires, 1996; Webb, 2006), aves (Cuervo *et al.*, 2008; Sedano & Burns, 2010), insetos (Amorim & Pires, 1996; Aguiar & Melo, 2011) e plantas (Antonelli *et al.*, 2009; Antonelli *et al.*, 2011; Bacon *et al.*, 2013).

O aumento do uso de dados moleculares, e o desenvolvimento de métodos analíticos incrementou os estudos filogenéticos e biogeográficos, como tentativa de inferir a história de várias linhagens (Kodandaramaiah, 2010). Da mesma forma a confiabilidade nas filogenias disponíveis, o crescente conhecimento sobre a história geológica da terra e os métodos para datar a divergência entre linhagens têm aberto as portas para desvendar o contexto geográfico de diversificação da vida na terra (Riddle *et al.*, 2008).

Assim, nesse capítulo pretende-se analisar os principais mecanismos de diversificação de Fanniidae no componente noroeste da região Neotropical formulada a partir de uma hipótese filogenética com o uso

de dados morfológicos e moleculares (Capítulo I, Anexos 1 e 2). A hipótese biogeográfica gerada será complementada com dados paleográficos da América Central e do noroeste da América do Sul.

2. OBJETIVO

Propor uma hipótese biogeográfica de diversificação no espaço e no tempo das linhagens Neotropicais de Fanniidae, com ênfase no componente noroeste da região Neotropical.

2.1. Objetivos específicos

- Propor hipótese de distribuição ancestral das linhagens atuais de Fanniidae do componente noroeste Neotropical.
- Propor hipótese do tempo de divergência das linhagens de Fanniidae do componente noroeste da Região Neotropical.
- Estabelecer uma associação entre o tempo de diversificação das linhagens de Fanniidae do componente noroeste com os dados paleográficos que poderiam ser os principais mecanismos de diversificação da família na área de estudo.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Foram incluídas espécies neotropicais de *Euryomma* e *Fannia*, principalmente aquelas que ocorrem no componente noroeste da região Neotropical. Do gênero *Piezura* foram incluídas espécies com distribuição na região Paleártica e na região Neártica. Nenhum indivíduo de *Australofannia* foi incorporado nesta análise.

O conjunto de dados compreende 57 espécies do grupo-interno: 13 de *Euryomma* (uma espécie nova), 42 de *Fannia* (30 espécies descritas e 12 novas) e duas de *Piezura*. O grupo-externo corresponde a duas espécies de Muscidae, *Ophyra aenescens* (Wiedemman, 1830) e *Morellia semimarginata* (Stein, 1918) (Tabela 4).

Para as análises foram usadas duas matrizes: uma de caracteres morfológicos (131 caracteres) e uma de caracteres moleculares construídas com dados de 15 espécies de Fanniidae e duas de Muscidae com os genes Citocromo Oxidase 1 (CO1) e 28S (Capítulo I, Anexos 1 e 2).

3.1. Análise filogenética e datação molecular

Os relacionamentos filogenéticos e a estimativa de tempo de divergência foram inferidos usando Inferência Bayesiana através do programa BEAST 1.7 e o modelo de relógio relaxado não correlacionado lognormal (Drummond *et al.*, 2006; Drummond & Rambaut, 2007).

Os parâmetros usados no programa para a inferência filogenética e para a datação com os dados morfológicos e moleculares foram os seguintes: os modelos de substituição das partições (dados moleculares e dados morfológicos) e o modelo do relógio molecular foram considerados individualmente (*unlinked*), a árvore foi considerada única para o conjunto de partições (*linked*). Para rodar a análise foi usado como “prior” para árvore o processo de especiação “*Birth-Death incomplete sampling*” com início de árvore aleatório (*Random*). Na análise foram designadas distribuições lognormal às idades *a priori* (em milhões de anos, Ma.).

Devido à falta de fósseis dentro de Fanniidae, foram usados dois pontos de calibração para calibrar as estimativas do tempo de divergência. O primeiro na raiz (*stem group*) fixada entre 65-40 Ma., correspondente à idade mínima de radiação de Schizophora (Diptera) encontrada por Wiegmann *et al.* (2011). Para este foi designado um prior de log (*mean*) = 53.0; log (SD) = 6.0 e offset = 0.0 (equivalente ao limite mínimo de 32.7 Ma., valor da mediana de 45.62 Ma., e 95% de densidade *a priori* de 57 Ma.). O segundo foi designado no nó do grupo-externo (*crown group*) a partir da idade mínima de *Archaeopoliates tertiaria* Pont & Carvalho, 1997, fóssil de Muscidae, grupo-externo da análise. Este fóssil foi encontrado no depósito de âmbar dominicano, datado de 15-20 Ma. (Pont & Carvalho, 1997). Para este ponto foi designado um prior de log (*mean*) = 15.5, log (SD) = 0.2, offset = 0.0 (equivalente ao limite mínimo de 11.9 Ma., valor da mediana de 17.8 Ma., e a um 95% de densidade *a priori* de 25.2 Ma.). Nos dois casos foi escolhida a opção *mean in real space*, onde o valor da média usada é o valor esperado da distribuição lognormal.

Tabela 4. Terminais usados nas análises biogeográficas, distribuição e tipo de caracteres usados de cada espécie. ¹ Segundo Chillcott (1961) e Albuquerque *et al.*, (1981). ² Áreas: região Neártica = A, América Central = B, Antilhas = C, norte dos Andes (10N - 5S) = D, Andes centrais (5S -18S) = E, Chocó = F, Amazônia = G, Escudo da Guiana = H, Sudeste da América do Sul = I, Chaco = J, Africa = K, Australásia = L, região Paleártica = M.

Espécie	Autor	Distribuição ²	Tipo de caracteres
GRUPO-EXTERNO			
<i>Morellia semimarginata</i>	(Stein, 1918)	BI	Morfológicos e moleculares
<i>Ophyra aenescens</i>	(Wiedemman, 1830)	I	Morfológicos e moleculares
GRUPO-INTERNO			
<i>Euryomma aburrae</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Euryomma chillcotti</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	B	Morfológicos
<i>Euryomma chitarera</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Euryomma cornuatum</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	DE	Morfológicos
<i>Euryomma guane</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos e moleculares
<i>Euryomma muisca</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Euryomma nigrifemur</i>	Stein, 1911	DE	Morfológicos
<i>Euryomma palpingens</i>	Wendt & Carvalho, 2007	I	Morfológicos
<i>Euryomma peregrinum</i>	(Meigen, 1826)	ABCDEFGHIJKLM	Morfológicos
<i>Euryomma steini</i>	Grisales, Domínguez & Carvalho, 2012	B	Morfológicos
<i>Euryomma tahami</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	BD	Morfológicos
<i>Euryomma uwa</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Euryomma</i> sp. nov.1		BDG	Morfológicos
<i>Fannia albitarsis</i>	Stein, 1911	EIJK	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia antennata</i>	Stein, 1911	BE	Morfológicos
<i>Fannia arcuata</i>	Chillcott, 1961	B	Morfológicos
<i>Fannia benjamini</i>	Malloch, 1913	ABC	Morfológicos
<i>Fannia canicularis</i>	(Linnaeus, 1761)	ABDEILM	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia chibcha</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia chingaza</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia coxata</i>	Shannon and Del Ponte, 1926	E	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia curvipes</i>	Malloch, 1924	A	Morfológicos
<i>Fannia dorsomaculata</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia embera</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	F	Morfológicos
<i>Fannia euchaetophora</i>	Carvalho, 1991	H	Morfológicos
<i>Fannia grandis</i>	Malloch, 1912	BD	Morfológicos
<i>Fannia hirtifemur</i>	(Stein, 1904)	DEI	Morfológicos

<i>Fannia iguaque</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia katis</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	F	Morfológicos
<i>Fannia lamosca</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia neotomaria</i>	Chillcott, 1961	B	Morfológicos
<i>Fannia obscurinervis</i>	(Stein, 1900)	BGIJ	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia penicillaris</i>	(Stein, 1900)	DEI	Morfológicos
<i>Fannia petrocchiaie</i>	Shannon and Del Ponte, 1926	GHIJ	Morfológicos
<i>Fannia pijao</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia pusio</i>	(Wiedemann, 1830)	ABCDEFGHIJKLM	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia quimbaya</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia rufitibia</i>	Stein, 1911	E	Morfológicos
<i>Fannia scalaris</i>	(Fabricius, 1794)	ABEHIJKLM	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov.1		D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp.nov.2		D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp.nov.3		D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp.nov.4		D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp.nov.5		D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp.nov.6		D	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp.nov.7		B	Morfológicos
<i>Fannia</i> sp. nov.8		B	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov.9		B	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov.10		B	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov.11		B	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia</i> sp. nov.12		B	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia sumapaz</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia sutagao</i>	Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	D	Morfológicos
<i>Fannia tumidifemur</i>	Stein, 1911	BDEI	Morfológicos e moleculares
<i>Fannia vittata</i>	Malloch, 1912	B	Morfológicos
<i>Piezura graminicola</i>	(Zetterstedt, 1846)	AM	Morfológicos e moleculares
<i>Piezura pardalina pardalina</i>	Rondani, 1866	M	Morfológicos e moleculares

3.2. Análises Biogeográficas

3.2.1. Áreas operacionais

A delimitação das áreas para as análises biogeográficas foi baseada na distribuição das espécies estudadas e na delimitação realizada por Amorim & Pires (1996, 2009) do Componente Noroeste da região Neotropical e as sub-regiões apresentadas por Morrone (2006). Algumas modificações foram realizadas seguindo Antonelli *et al.* (2009), que trabalharam especificamente com distribuições de Rubiaceae nos Andes e delimitaram as áreas em relação à história geológica, como por exemplo, áreas historicamente isoladas por barreiras de dispersão. Foram usadas também como áreas operacionais as regiões Afrotropical, Neártica e Paleártica, já que algumas das espécies utilizadas nas análises apresentação distribuição não restrita à região Neotropical.

Foram definidas 11 áreas no total:

A = região Neártica. Corresponde ao Novo Mundo desde o Trópico de Câncer para o norte. O norte do México, a maior parte dos Estados Unidos e Canadá (América do Norte temperada para Antonelli *et al.*, 2009).

B = América Central. Desde o sul do México ao sul do Panamá (Antonelli *et al.* 2009). Esta área corresponde à sub-região Caribe, domínio Mesoamericano (Morrone, 2004).

C = Índias ocidentais. Antilhas Maiores e Antilhas Menores no Caribe (Antonelli *et al.*, 2009). Corresponde à sub-região Caribe, domínio Antilhano (Morrone, 2004).

D = Norte dos Andes (10°N - 5°S). Desde Venezuela e Colômbia até o norte do Peru (Piura, Cajamarca e Amazonas), com elevações superiores a 500 m. (Antonelli *et al.*, 2009). Faz parte da Zona de transição Sul-americana e das províncias Páramo Norandino (altas cordilheiras de Venezuela, Colômbia, Equador e Peru, acima de 3000 m. (Morrone, 2004).

E = Andes centrais (5°S -18°S). Desde Perú até o Trópico de Capricornio, com elevações superiores a 500 m. (Antonelli *et al.*, 2009). Faz parte da Zona de transição Sul-americana e das províncias Deserto Peruano Costeiro e Puna (Morrone, 2004).

F = Chocó. Área ocidental dos Andes e com elevações inferiores a 500 m. na Colômbia (Chocó, Valle, Cauca, e Nariño), Equador e Peru (Tumbes e Piura) (Antonelli *et al.*, 2009). Faz parte da sub-região Caribe, domínio Noroeste (Morrone, 2004).

G = Amazonia. Compreende a vegetação de terras baixas com elevação inferior a 500 m. na Colombia, Equador, Peru, Bolívia, Brasil e Venezuela (Antonelli *et al.*, 2009). Faz parte da subregião Amazônica nas províncias Napo, Imerí, Varzea, Ucayali, Madeira, Tapajos-Xingu, Pará e Pantanal (Morrone, 2004).

H = Escudo da Guiana. Áreas com elevação cerca de 500 m. no nordeste da América do Sul, compreendendo parte da Venezuela e o Brasil na região do Cráton da Guiana (Antonelli *et al.*, 2009). Corresponde a parte da subregião Amazônica nos domínios Guiana, Guiana úmida, Roraima e Amapá (Morrone, 2004).

I = Sudeste da América do Sul. Compreende principalmente o escudo Brasileiro, incluindo as terras baixas no leste do Brasil e a drenagem do Rio Paraná (Antonelli *et al.*, 2009). Corresponde à sub-região Paranaense (Morrone, 2004).

J = Chaco. Corresponde à região Chaquenha, no norte e centro da Argentina, sul da Bolívia, oeste e centro do Paraguai, Uruguai, centro e noroeste do Brasil (Morrone, 2004).

K = região Afrotropical. Corresponde à África Central, a Península Árabe, Madagascar e as Ilhas oceânicas das Índias Ocidentais (Morrone, 2002).

L = região Paleártica. Corresponde ao Velho Mundo, Eurásia e o norte da África (Morrone, 2002).

3.2.2. Análises de Dispersão-Vicariância

Foi realizada uma análise de Dispersão-Vicariância usando o método “*Bayesian Binary MCMC (BBM)*” implementado no programa RASP 2.1b (Yu *et al.*, 2012a, b), Por quê? a citação do trabalho teórico seria outra! com o objetivo de inferir as distribuições ancestrais na filogenia e para identificar os eventos biogeográficos envolvidos na história do grupo na área de estudo.

Para obter os valores de credibilidade de cada clado foi usada uma amostra de árvores bayesianas (n = 1000) geradas na análise filogenética no BEAST e sobre esta amostra foi feita uma análise de reconstrução de distribuições ancestrais. Esta abordagem permite levar em conta a incerteza filogenética nas reconstruções biogeográficas (Nylander *et al.*, 2008). A vantagem de se trabalhar com esta abordagem, é poder usar árvores não completamente resolvidas, o que pode ser comum nas radiações andinas, presumivelmente devido a taxas rápidas de diversificação (Antonelli *et al.*, 2009).

Para a otimização de distribuições ancestrais, a análise foi realizada com restrição máxima de seis áreas. Para definir a distribuição ancestral na raiz da árvore foi escolhida a opção Null. Quando a distribuição do grupo-externo é desconhecida, ou considerada demasiada ampla, demasiada derivada ou muito distante para ser útil, então a distribuição dos grupos virtuais (externos) pode ser codificada como Wide ou Null (Yu *et al.*, 2012a). Nesse caso foi escolhido Null, designando o grupo-externo a uma nova área na qual as unidades taxonômicas operacionais do grupo-interno não ocorrem (Yu *et al.*, 2012a). O modelo F81+G foi escolhido para a análise de frequências de estados de caráter com taxa gamma de variação entre sítios.

4. RESULTADOS

4.1. Datação e diversificação das linhagens de Fanniidae do componente noroeste Neotropical

A inferência do tempo de diversificação das linhagens Neotropicais de Fanniidae no componente noroeste é de aproximadamente 35 ± 14 Ma (50-23 Ma.), entre o Eoceno Médio e o Oligoceno Inferior (Figura 17, Tabela 5).

A diversificação das espécies no componente noroeste iniciou durante o Eoceno Médio e o Mioceno Inferior (Figura 1, Tabela 2) e a maior radiação de espécies ocorreu entre o Mioceno Médio e o Pleistoceno, entre 16-2.5 Ma. (Figura 17, Clado 1 e Clados 2 A, B e C).

Fannia é o grupo com linhagens mais antigas no componente noroeste, entre 41-18 Ma. (Figura 1, Clado 2) e 29-8 Ma. (Figura 17, Clado 1). As linhagens mais antigas no Clado 1 (*Piezura* + Grupo *canicularis* de *Fannia*) (*Euryomma* (*Euryomma* sp. nov.1 (*E. palpingens* + *E. steini*))) estão datadas entre 40-16 Ma. (Figura 17). No grupo *Euryomma*, o clado (*Euryomma* sp. nov.1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) é um pouco mais antigo, 23-4 Ma., que o clado com as demais espécies de *Euryomma* datado entre 18-5 Ma.

Tabela 5. Idade estimada (Ma.) para a diversificação das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste. Os valores entre parênteses são os intervalos de 95% de credibilidade.

Clado	Idade na raiz	Idade nó interno
Fanniidae	36.5 (50, 23)	45 (57, 33)
(<i>Piezura</i> + Grupo <i>canicularis</i> de <i>Fannia</i>) (<i>Euryomma</i> (<i>Euryomma</i> sp. nov. 1 (<i>E. palpingens</i> + <i>E. steini</i>)))	28 (40, 16)	36.5 (50, 23)
<i>Piezura</i> + grupo <i>canicularis</i> de <i>Fannia</i>	24 (36, 12)	28 (40, 16)
(<i>Euryomma</i> (<i>Euryomma</i> sp. nov. 1 (<i>E. palpingens</i> + <i>E. steini</i>)))	21 (31, 11)	28 (40, 16)
Grupo <i>canicularis</i> de <i>Fannia</i>	18.5 (29, 8)	24 (36, 12)
<i>Piezura</i>	13 (21, 5)	24 (36, 12)
(<i>Euryomma</i> sp. nov. 1 (<i>E. palpingens</i> + <i>E. steini</i>))	13.5 (23, 4)	21 (31, 11)
<i>Euryomma</i>	11.5 (18, 5)	21 (31, 11)
<i>Fannia</i>	29.5 (41, 18)	36.5 (50, 23)
(<i>Fannia</i> Clado A + <i>Fannia</i> Clado B) (<i>Fannia</i> Clado C)	27.5 (38, 17)	28.5 (39, 18)
<i>Fannia</i> Clado A + <i>Fannia</i> Clado B	25 (35, 15)	27.5 (38, 17)
<i>Fannia</i> Clado C	18.5 (28, 9)	27.5 (38, 17)
<i>Fannia</i> Clado A	19 (27, 11)	25 (35, 15)
<i>Fannia</i> Clado B	17 (25, 9)	25 (35, 15)

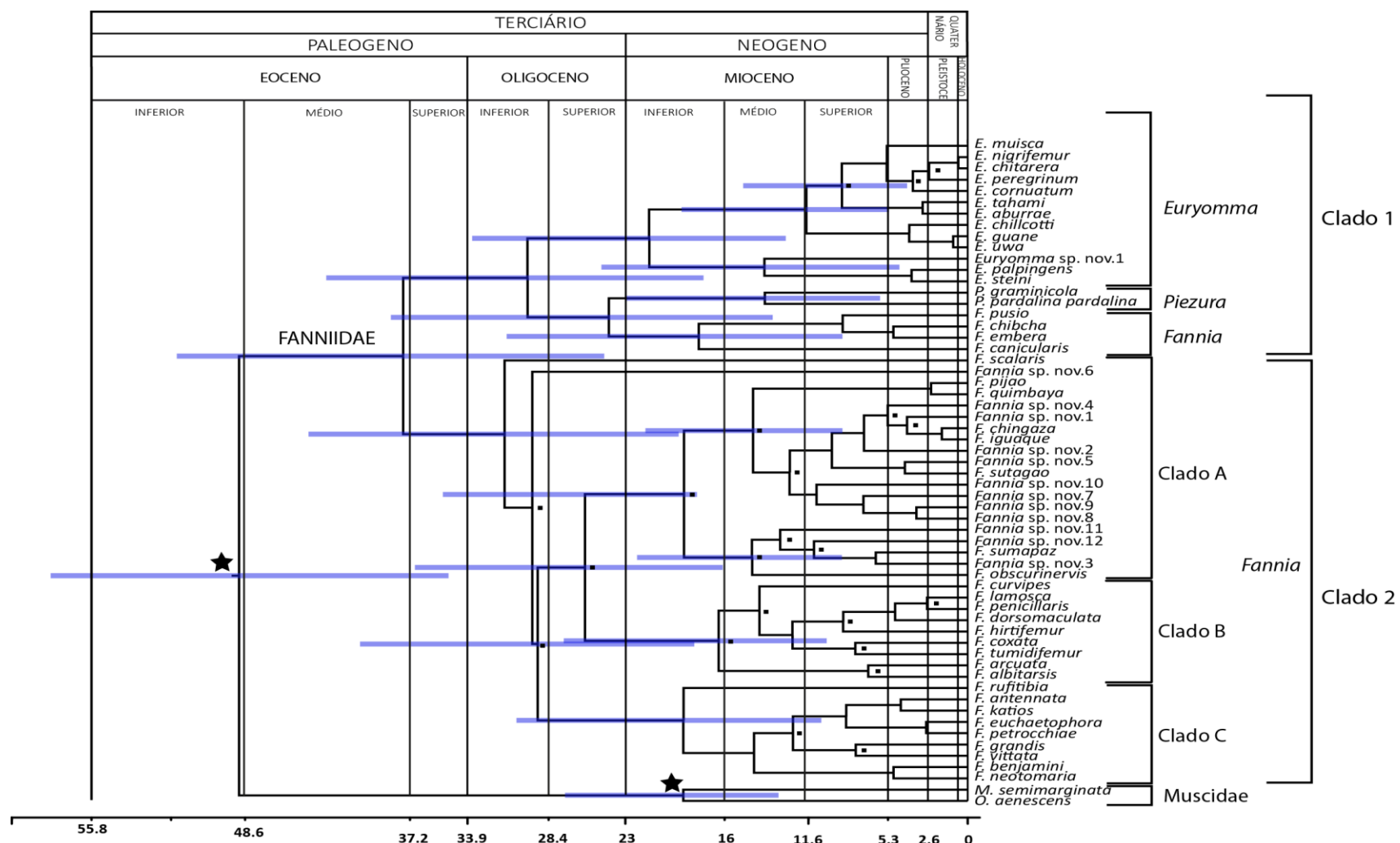


Figura 17. Análises de datação molecular das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste. Cronograma mostrando os intervalos de confiança de 95% das idades dos nós (indicados por barras; $n = 1000$). A topologia da árvore foi obtida através do consenso de maioria bayesiano de 50%. As estrelas pretas indicam os pontos de calibração baseados em evidência molecular e fóssil [1: idade de radiação de Schizophora (*crown group age*) como determinado por Wiegmann *et al.* (2011); 2: *Archaeopoliates tertiaria*, fóssil de Muscidae do âmbar dominicano entre o Mioceno Inferior e o Mioceno Médio Inferior (Pont & Carvalho, 1997). Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012) (Anexo 1). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno. Quadrados pretos indicam probabilidade posterior menor que 50%.

4.2. Distribuições ancestrais das linhagens de Fanniidae do componente noroeste

A análise Bayesiana Binária MCMC (BBM) sugere uma história biogeográfica na qual são necessárias 108 dispersões (expansões de área) e 15 eventos vicariantes seguidos de especiação para explicar a atual distribuição das linhagens de Fanniidae no componente noroeste da região Neotropical (Figura 18).

O nó 115 representa, principalmente, as linhagens de Fanniidae que ocorrem na América Central e na zona de transição da América do Sul. A análise sugere que as áreas mais prováveis onde ocorreu a diversificação destas linhagens são B (América Central) e BD (América Central + Norte dos Andes), com valores suporte de 15% e 11%, respectivamente (Figura 18). Os valores baixos de suporte podem ter sido influenciados pelos dados de ocorrência das espécies amplamente distribuídas, com as quais o programa assume uma maior quantidade de possíveis explicações para as distribuições ancestrais. Foi realizado um teste sem usar as espécies amplamente distribuídas e as distribuições ancestrais permaneceram as mesmas, entretanto, os relacionamentos filogenéticos foram alterados. É por isto que decidiu-se usar a análise com todas as espécies, para manter os relacionamentos filogenéticos recuperados na análise de tempo de divergência.

A partir desta área ocorreram expansões de distribuição, tanto na América Central quanto dessa área para o norte dos Andes. Essas expansões deram origem a dois grandes clados (*Fannia* + *Piezura*) (*Euryomma* (*Euryomma* sp. nov.1 (*E. palpingens* + *E. steini*))) (Clado 1, nó 77, BD, valor de suporte de 24 %) (Figura 19) e as linhagens restantes de *Fannia* (Clado 2, nó 114, B 11%) (Figura 20).

A partir da área BD (América Central + Norte dos Andes) no nó 77 (24%) (Figura 19, Clado 1) ocorreram várias expansões dando origem a dois clados. Um clado exclusivamente neotropical (nó 71, BD 64%), contendo as linhagens (*Euryomma* sp. nov.1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) (nó 70, BD 51%) e as demais espécies de *Euryomma* (nó 68, BD 48%, D 46%). O outro clado contém *Piezura* (nó 72, AM 50%, M 35%) mais o grupo *canicularis* de *Fannia* com duas espécies amplamente distribuídas (*F. pusio* e *F. canicularis*) e duas com distribuição no Chocó e o Norte dos Andes (nó 73, D 42%). A distribuição do nó 76 entre *Fannia* e *Piezura* não será explicada aqui, já que não existem dados suficientes nesta análise para discutir a distribuição de linhagens de Fanniidae que ocorrem na região Paleártica, pois não faz parte dos objetivos deste estudo. Entretanto, a utilização de *Piezura* se justifica pela importância no entendimento do relacionamento filogenético entre os gêneros. Quando, estas espécies são retiradas da análise, os relacionamentos entre as espécies de *Fannia* se altera, já que se torna um grupo monofilético. Esta hipótese sempre foi considerada em estudos anteriores (Domínguez & Roig-Juñent, 2008; Wang *et al.*, 2010), contudo, a inclusão de mais espécies de *Piezura* e de *Euryomma*, recupera *Fannia* como um grupo parafilético (Figura 17).

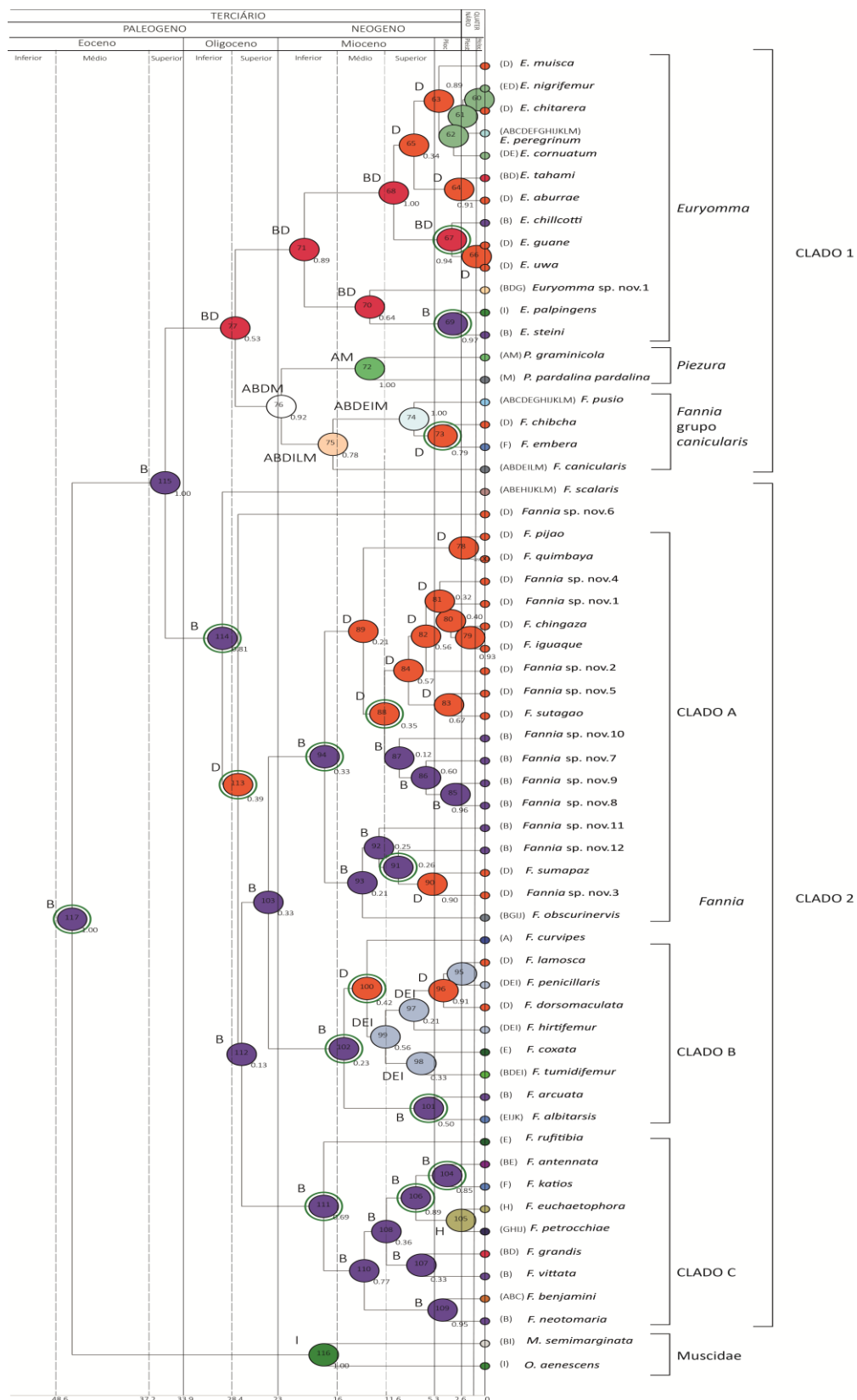


Figura 18. Distribuições ancestrais de cada nó na filogenia das linhagens de Fanniidae do componente noroeste da região Neotropical. Os círculos em cada nó indicam a distribuição ancestral mais provável. Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012) (Anexo 3). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno.

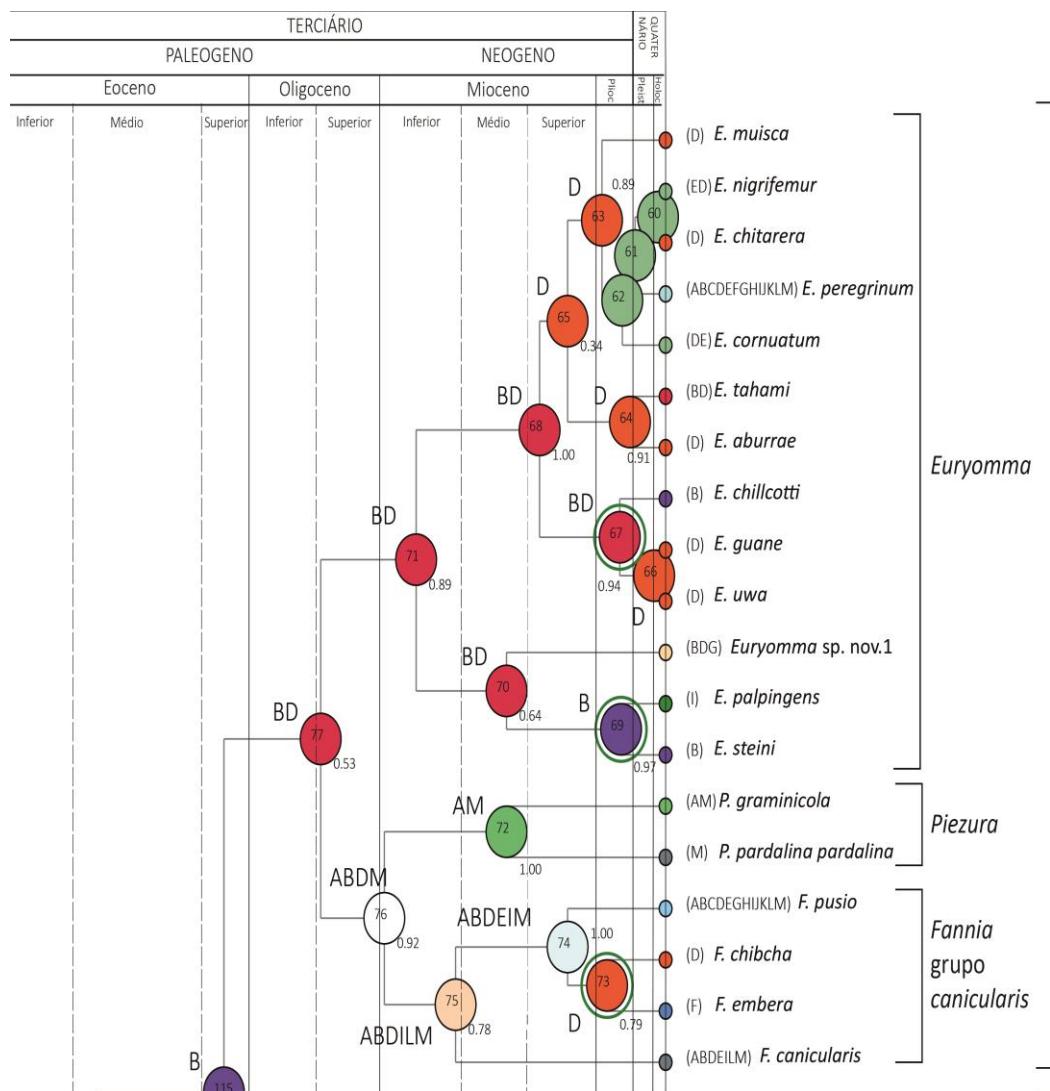


Figura 19. Aproximação das distribuições ancestrais das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste (Clado 1). Os círculos em cada nó mostram a distribuição ancestral mais provável. Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno.

O clado (*Euryomma* sp. nov.1 (*E. palpingens* + *E. steini*)) teve um ancestral comum com distribuição na América Central + Norte dos Andes (BD, 51%) e a partir dali ocorreram expansões da distribuição e um evento vicariante que deram origem a três espécies dentro do clado. A diversificação das demais espécies de *Euryomma* aconteceu depois de várias expansões no Norte dos Andes (nó 65 D 67%) e nos Andes Centrais (nó 62, DE 74%). Posteriormente um evento vicariante entre América Central e o Norte dos Andes deu origem a três espécies (nó 67, BD 47%). Nesse clado a expansão de área de distribuição é o evento mais comum dada a distribuição restrita destas linhagens à cordilheira dos Andes e algumas das espécies com distribuição nas regiões montanhosas da América Central. Expansões mais recentes ocorreram entre o Norte dos Andes e os Andes Centrais.

América Central é a distribuição ancestral mais provável para as linhagens do Clado 2 (nó 114, B 11%, BD 10%) (Figura 20). Este nó sugere a diversificação a partir de um evento vicariante entre todas as áreas usadas na análise e o Norte dos Andes. Contudo este resultado pode ser efeito do uso de *Fannia scalaris*, espécie amplamente distribuída e com posicionamento na base do clado. Houve uma expansão na distribuição do ancestral desde América Central até o norte dos Andes (nó 113, D 35%, BD 26%), e a partir desta área a diversificação das linhagens de *Fannia* no componente noroeste. Um evento vicariante entre o norte dos Andes e América Central deu origem a dois clados, uma linhagem com uma única espécie no norte dos Andes (*Fannia* sp. nov. 6) e o restante das linhagens de *Fannia* com distribuição ancestral na América Central (nó 112, B 42%) e a partir da qual houve várias expansões dando origem as linhagens atuais.

As linhagens de *Fannia* do componente noroeste podem ser agrupadas em três clados. No Clado A (Figura 20) houve um evento vicariante entre o norte dos Andes e América Central (nó 94, B 45%) dando origem a dois clados. Um clado onde ocorrem principalmente linhagens com distribuição no norte dos Andes (nó 89, D 60%) e algumas linhagens na América Central (nó 87, B 95%). O outro clado com distribuição ancestral na América Central (93, B 69%) com expansões na mesma área e para Amazônia, o sudeste da América do Sul e o Chaco, e um evento vicariante separando as linhagens do Norte dos Andes das linhagens da América Central (91, B 86%).

O Clado B tem distribuição ancestral na América Central (nó 102, B 27%) (Figura 20). Um evento vicariante separou o ancestral entre América Central e o norte dos Andes. No nó 101 (B, 33%) houve um evento de vicariância que deu origem a uma linhagem na América Central e outra que expandiu a sua distribuição para os Andes Centrais, o Chaco e o Sudeste da América do Sul. O norte dos Andes sugere-se como distribuição ancestral do nó 100 (D 20%) e um evento vicariante com posterior especiação entre América do Norte e América do Sul (nó 99, DEI 37%). Na América do Sul houve varias expansões entre o norte dos Andes, os Andes Centrais e o Chaco.

No clado C, com distribuição ancestral na América Central (nó 111, B 57%), encontram-se espécies com distribuição um pouco mais ampla, não apenas restritas à região da cordilheira dos Andes. Eventos vicariantes deram origem à diversificação entre os Andes Centrais e América Central (nó 110, B 87%). Houve posteriores expansões de área de distribuição entre América Central, América do Norte e as Antilhas (nó 109, 77%), e entre América Central e o norte dos Andes (nó 107, B 85%). É provável que um evento vicariante tenha separado as linhagens da América Central, o Chocó e os Andes Centrais da região do Escudo da Guiana, a Amazônia, o sudeste da América do Sul e o Chaco (nó 106, B 78%). Sugere-se outro evento vicariante posterior entre as linhagens da América Central, os Andes Centrais e o Chocó (nó 104, B 55%).

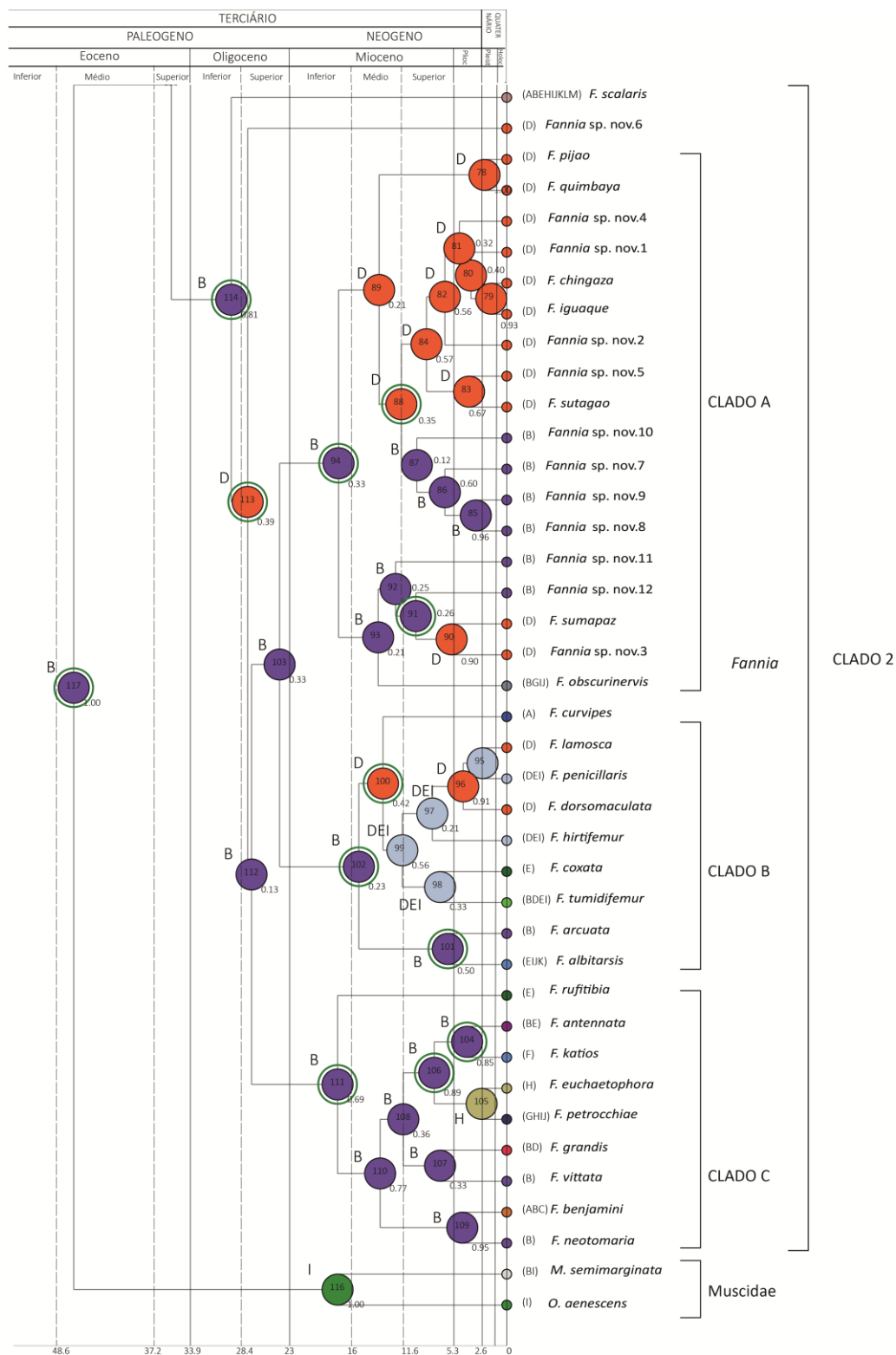


Figura 20. Aproximação das distribuições ancestrais das linhagens Neotropicais de Fanniidae do componente noroeste (Clado 2). O gráfico circular em cada nó indica a distribuição ancestral mais provável. O círculo verde ao redor dos círculos coloridos representa um evento vicariante. Eras e épocas seguem a escala de tempo geológica da Geological Society of America (Walker *et al.* 2012) (Anexo 1). Plio.: Plioceno; Pleist.: Pleistoceno.

5. DISCUSSÃO

5.1. Implicações biogeográficas

A falta de registro fóssil para Fanniidae representa o maior obstáculo para uma estimativa mais confiável da idade da família e do tempo de diversificação das linhagens. Contudo, o seu posicionamento filogenético na base dos dípteros caliptrados pode dar uma ideia da possível idade a partir de datações de grupos pertencentes a esta divisão ou grupos próximos.

Em estudos de datação molecular de Muscidae, família próxima de Fanniidae, sugere-se que o ancestral comum mais recente de Muscidae e Drosophilidae está entre 80-29 Ma. (Wiegmann *et al.*, 2003). Entretanto, em estudos mais recentes de Diptera foi encontrado que a idade de radiação de Schizophora (Brachycera), onde se inserem Fanniidae e Muscidae, está entre 65-40 Ma. no Terciário Inferior (Wiegmann *et al.*, 2011). A idade mínima aceita para Muscidae é de 51-48 Ma. (Dsouli *et al.* 2011) colocando assim a origem da família durante o Máximo térmico inferior (Löwenberg *et al.*, 2011).

Levando em conta que Fanniidae pertence a Schizophora e foi recuperado em estudos filogenéticos com dados moleculares, como grupo-irmão de Muscoidea + Oestroidea (Kutty *et al.*, 2008), na base de Calyptratae (Bernasconi *et al.* 2010; Kutty *et al.*, 2010), a idade de diversificação de Fanniidae de 50-23 Ma. entre o Eoceno Médio e o Mioceno Inferior, é concordante com a idade de radiação de Schizophora. Da mesma forma é concordante com a idade de Muscidae entre 51-48 Ma., aproximadamente (Dsouli *et al.*, 2011).

A idade de diversificação de Fanniidae nesse estudo foi inferida mediante o uso de terminais principalmente do componente noroeste da região Neotropical, sem a inclusão de dados referentes a espécies da região Paleártica ou da região Oriental. Os resultados devem ser interpretados em relação aos dados usados, e estes indicam apenas o tempo de divergência das linhagens do componente noroeste Neotropical. Para inferir a idade da família seria necessária a inclusão de terminais com dados moleculares de todas as regiões. Desse modo, poderia ser testada a hipótese de origem no Paleogêneo inferior (65.5 Ma.) de Löwenberg *et al.* (2012) ou a de origem Gondwânica de Domínguez & Roig-Juñent (2011).

Com os dados do presente estudo não é possível definir a idade de origem da família, mas foi corroborada a hipótese de Chillcott (1961) sobre uma possível dispersão de Fanniidae nas Américas, desde América do Norte a América do Sul. Domínguez & Roig-Juñent (2008) demonstraram que as espécies neotropicais de *Fannia* não formam uma unidade monofilética, como proposto por Hennig (1965). Desse modo, as espécies de *Fannia* do sul da América do Sul estão mais relacionadas às áreas austrais do que à região Holártica e apresentam relacionamentos filogenéticos e biogeográficos transantárticos (Domínguez &

Roig-Juñent, 2008). Enquanto as espécies do componente noroeste estão relacionadas à fauna da América Central e América do Norte.

Apesar da reconstrução de distribuições ancestrais na análise BBM ter sugerido um total de 108 dispersões e 15 eventos vicariantes para explicar a distribuição atual de Fanniidae no componente noroeste, os eventos de expansão de distribuição são muito mais prováveis que eventos de dispersão através de barreiras já existentes (Almeida & Morphy, 2011), principalmente na história evolutiva da área. Eventos vicariantes como o soerguimento dos Andes podem ter influenciado muito mais a atual distribuição das espécies.

O tempo de divergência encontrado nas análises de datação molecular sugere que os ancestrais de Fanniidae diversificaram no noroeste da América do Sul ao redor de 41– 18 Ma. entre o Eoceno Médio e o Mioceno inferior (Figura 17). Existem duas hipóteses que poderiam explicar as diversas expansões da América Central para América do Sul. A primeira tem a ver com a conexão entre as Grandes Antilhas e a Ponte de Aves denominada conexão GAARlandia (35-33 Ma.) que possibilitaria a ligação entre América Central e o norte da América do Sul através de pontes de terra (Donnelly, 1988; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). As expansões poderiam ter acontecido durante o Eoceno inferior através das proto Antilhas e também durante a transição entre o Eoceno e o Oligoceno, devido à união do norte das Grandes Antilhas e o noroeste da América do Sul por essas conexões subaéreas (Figuras 21 e 22). Esta hipótese tem sido suportada por vários estudos listados por Alonso *et al.* (2011). Contudo, também existem alguns detratores deste modelo de ponte de terra, os quais alegam que são necessários mais dados geológicos, biológicos e paleoceanográficos para suportar melhor essa hipótese (Ali, 2011).

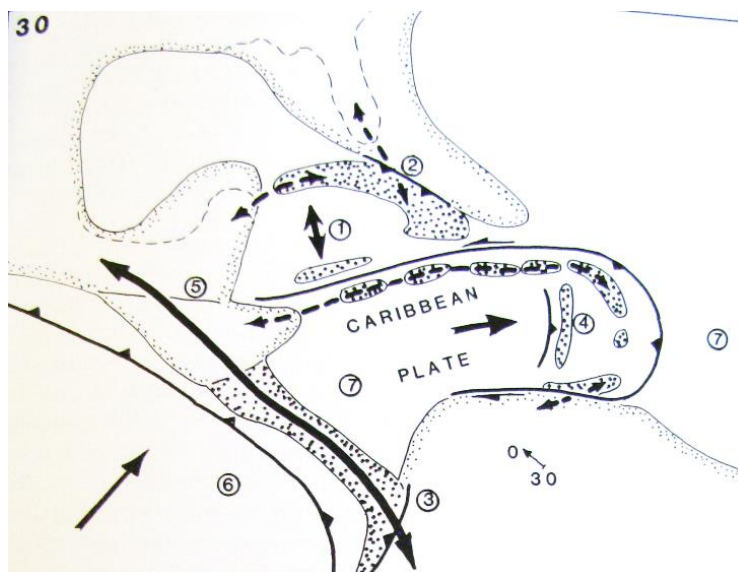


Figura 21. Possível configuração dos fragmentos continentais e o arco de ilhas no Terciário Médio (cerca de 30 Ma.). 1. Bacia de Yucatán, 2. Colisão entre o este das Grandes Antilhas e a plataforma das Bahamas, 3. Colisão entre o sul da América Central e o noroeste da América do Sul, 4. Ponte Aves, 5. Zona Motagua, 6 e 7. Massas de água oceânicas do Pacífico e o Atlântico-Caribe. Retirado de Donelly (1988).

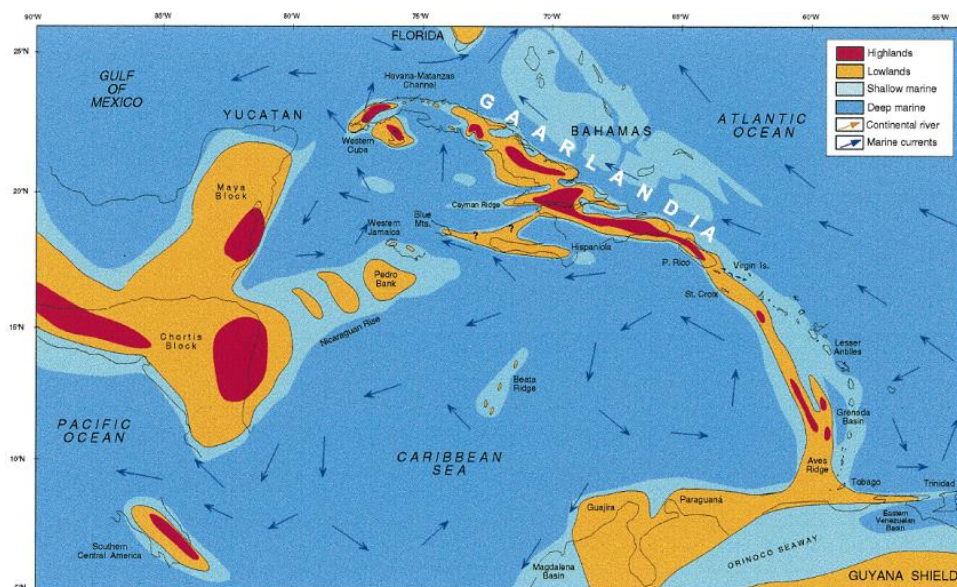


Figura 22. Paleogeografia da região Caribe durante o Eoceno e o Oligoceno Inferior (35-33 Ma.). “Embora existissem condições subaéreas ao longo de uma parte da Ponte Aves durante este período [...] a conexão com América do Sul deve ser vista como uma hipótese”. Retirado de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999).

Recentemente foi proposta a hipótese de outra possível rota de dispersão entre América Central e América do Sul através do Istmo de Panamá e seu novo modelo de formação mais antiga. Este novo modelo sobre a formação do Istmo, baseado em novos mapeamentos petrográficos, geocronológicos, paleomagnéticos e com dados termo cronológicos, infere que na região do Istmo de Panamá houve inicialmente elevação de áreas terrestres com algumas incursões marinhas pouco profundas desde o Eoceno Superior (40-34 Ma.) até o Mioceno Inferior (23-16 Ma.) (Montes *et al.*, 2012 a, b; Farris *et al.*, 2011; Bacon *et al.*, 2013). As expansões e intercâmbios de fauna e flora poderiam ter iniciado com a colisão entre o Arco da América Central e o noroeste da América do Sul (Bacon *et al.*, 2013). Esta hipótese corroborou que o fechamento do Istmo de Panamá é muito mais antigo (15 Ma.) que o previamente reconhecido (3 Ma.) (Webb, 1991; Woodburne, 2010; Montes *et al.*, 2012 a). As duas hipóteses de fechamento do Istmo foram testadas recentemente por Bacon *et al.* (2013) analisando as expansões de *Copernicia* (palmeiras da tribo Trachycarpeae) entre América Central e América do Sul e obtiveram resultados consistentes com este novo modelo.

Os resultados no presente estudo são consistentes com esta segunda hipótese como a possível rota de expansão das linhagens ancestrais de Fanniidae no componente noroeste. Tanto o tempo de diversificação do grupo na área como o intercâmbio contínuo de espécies entre América Central e o norte da América do Sul suportam a ideia de expansão de área de distribuição de Fanniidae através do “proto” Istmo de Panamá.

No mesmo período em ocorreram as expansões para o norte da América do Sul, incursões marinhas do Caribe nesta área, limitaram as expansões das espécies para o leste (Antonelli *et al.*, 2009) e incursões do Pacífico geraram uma barreira de dispersão para o Sul (Gregory-Wodzicki, 2000; Antonelli *et al.*, 2009). As terras baixas estavam cobertas de florestas úmidas tropicais densas (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010) e os Andes não tinham a conformação atual, exceto por algumas montanhas baixas na região central e sul dos Andes (Antonelli *et al.*, 2009) (Figura 23).

A otimização de distribuições ancestrais indica que as distribuições mais recentes das linhagens do componente noroeste estiveram na América Central e posteriormente no norte dos Andes. Eventos vicariantes após as últimas elevações no norte dos Andes possibilitaram a diversificação das linhagens na área. O soerguimento das cordilheiras Ocidental e Central no norte dos Andes ocorreu principalmente entre o Cretáceo superior e o Paleoceno (99-55 Ma.) (Gregory-Wodzicki, 2000) com um processo contínuo que teve o seu clímax durante o Plioceno (Van der Hammen *et al.*, 1973).



Figura 23. Mapa paleográfico mostrando a evolução da paisagem no norte da América do Sul. Ao norte o Sistema de Rios Subandinos ou Paleo-Orinoco que domina a drenagem da Amazônia Ocidental e o corredor de terras baixas invadido por incursões marinhas (o Portal Andino Ocidental, WAP) que pode ter limitado as expansões entre o norte dos Andes e os Andes centrais. Retirado de Antonelli & Sanmartín, 2011.

A maior fase de orogenia Andina ocorreu no Eoceno Médio na região do norte dos Andes (Figura 24). Nesta época a quebra da placa do Pacífico e posterior colisão das placas formadas com a América do Sul e as placas do Caribe, resultaram no soerguimento do norte dos Andes, onde o primeiro pico se originou entre o Oligoceno Superior e o Mioceno Inferior (entre 28-16 Ma.) (Hoorn *et al.*, 2010). Os habitats de montanha formados devem ter atuado como barreira ecológica para grupos de terras baixas. Isto poderia explicar porque as principais linhagens encontradas entre o Oligoceno Superior e o Mioceno Inferior no noroeste da América do Sul ocorreram em regiões de alta montanha. Esta idade coincide com a diversificação dos primeiros gêneros modernos de plantas e animais de montanha (Hoorn *et al.*, 2010). Após essa fase de orogenia, os picos mais elevados soergueram durante o Mioceno Médio inferior (cerca de 12 Ma.) e o Plioceno Inferior (cerca de 4.5 Ma.) (Hoorn *et al.*, 2010).

A diversificação da maioria das linhagens do componente noroeste de Fanniidae aconteceu principalmente entre o Mioceno Médio e o Plioceno, o que coincide com o soerguimento da Cordilheira Oriental no norte dos Andes, entre 5-2 Ma. (Gregory-Wodzicki, 2000; Borrero *et al.*, 2012) (Figura 24b). O Clado 1, no gênero *Euryomma* e os Clados A e B (*Fannia*, Clado 2) sofreram uma série de eventos de especiação que aconteceram especificamente em ambientes de alta montanha na América Central, no norte dos Andes e nos Andes Centrais.

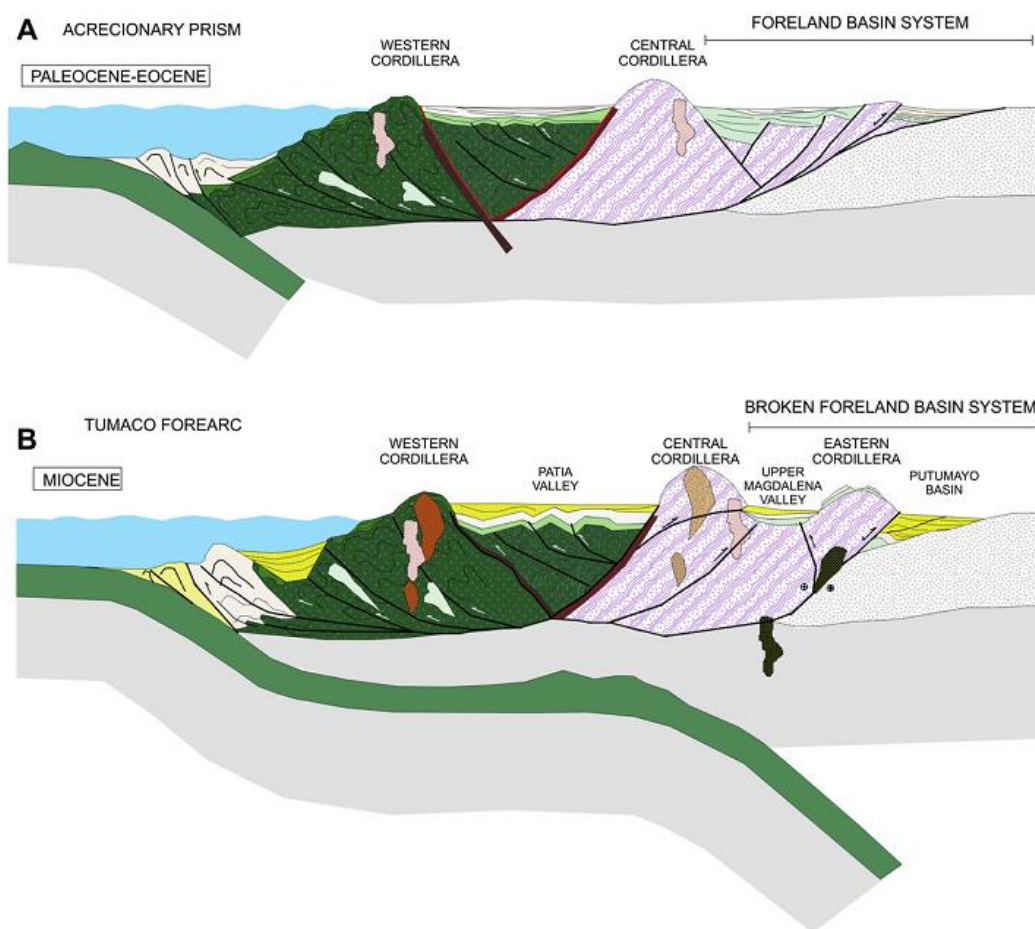


Figura 24. Reconstrução paleográfica mostrando as mudanças na configuração das bacias e das cordilheiras Ocidental, Central e Oriental no norte dos Andes, entre o Paleoceno-Eoceno (A) e o Mioceno (B). Retirado de Borrero *et al.*, 2012.

Segundo Löwenberg-Neto *et al.*, (2011) a fauna tropical de Muscidae da América do Sul é dominada por espécies de famílias mais basais, contudo, nas áreas mais frias nos extra trópicos e nos Andes ocorrem espécies de famílias mais derivadas. Acredita-se que a temperatura seja uma restrição da colonização permanente de clados tropicais em regiões de clima frio. As espécies de gêneros mais derivados que diversificaram mais recentemente ocuparam áreas extratropicais, subantárticas e as terras altas andinas com temperaturas abaixo de 15.2° C (min= 8.0° C). É possível visualizar nas análises filogenéticas nesse estudo, a divisão clara de dois grandes clados dentro do gênero *Fannia* (Clado A e Clado B, Figura 17). A distribuição das linhagens nesses dois clados mostra um padrão geral já reconhecido para vários táxons dentro de Insecta, onde a fauna da América do Sul encontra-se dividida em fauna temperada (Clado A) e fauna tropical (Clado B) (Sánchez-Osés & Pérez-Hernández 1998; Morrone 2011; Löwenberg *et al.*, 2011).

O tempo de diversificação dessas espécies e a associação com áreas altas andinas pode ser um ponto-chave para o entendimento das adaptações e da distribuição que são evidenciadas nas espécies destes clados. Estas espécies mostram caracteres não evidenciados em espécies de terras baixas, como por exemplo, os olhos muito pilosos, o corpo em geral coberto por cerdas longas, ornamentações na perna anterior ou média, perna posterior com tufos de cerdas muito desenvolvidos e terminália com ornamentações na placa cercal, no surstilo e no quinto esternito (Figura 25).

O resultado da reconstrução biogeográfica das linhagens da zona de transição andina corrobora a existência de uma possível barreira de dispersão entre o norte dos Andes e os Andes centrais que coincide com o chamado “Portal Andino Ocidental” (WAP pelo nome em inglês, *Western Andean Portal*) ou “Abertura Guayaquil” (*Guayaquil Gap*) e dá indícios da persistência desta barreira até o Mioceno Médio (Figura 23). Esta barreira já foi corroborada com diversos grupos de plantas e peixes que mostram uma conspícua disjunção entre o norte dos Andes e os Andes Centrais (Lundberg, 1998; Antonelli *et al.*, 2009; Antonelli & Sanmartín 2011). Entre o Eoceno e o Mioceno Médio (40-12 Ma.) incursões marinhas do Pacífico no Portal Andino Ocidental têm sido sugeridas, invadindo um corredor de terras baixas que separava o norte dos Andes e os Andes Centrais entre o sul do Equador e o norte do Peru (3-5° S) (Hoorn, 1993; Antonelli *et al.*, 2009; Antonelli & Sanmartín, 2011). Durante o Mioceno Médio e o Mioceno Superior (13-11 Ma.) a incursão marinha do Pacífico terminou devido a ao fechamento do portal ocidental, provavelmente pela elevação da Cordilheira Oriental no norte dos Andes e nos Andes Centrais (Hoorn, 1993). Esse fechamento possibilitou a conexão dos Andes, o que pode ter criado um novo corredor de migração (“*Andean highway*”) para organismos adaptados às condições de alta montanha (Antonelli & Sanmartín, 2011).

Através do Oligoceno e o Mioceno inferior, as linhagens do componente noroeste se encontram na América Central e no norte dos Andes. O fechamento do Portal Andino Ocidental e a conformação do corredor andino levou à expansão norte – sul através dos Andes e posterior diversificação das espécies. Estes dados podem ser verificados no Clado 1, no clado mais apical de *Euryomma* e no Clado 2-B, onde ocorreram expansões desde o norte dos Andes aos Andes Centrais. Estes eventos estão datados entre 11-6 Ma., entre o Mioceno Médio e o Mioceno Inferior, na fase final das incursões marinhas no portal andino ocidental. Como salientado por Antonelli & Sanmartín (2011) na época do Portal Andino Ocidental as elevações do norte dos Andes só tinham atingido a metade da altitude atual, o que significa que as espécies de Páramo estavam ausentes. As linhagens de Fanniidae que divergiram nos clados anteriormente mencionados ocorrem principalmente em bosques andinos (1500 -2000 m.) e não em ecossistemas de Páramo (acima de 3000 m.)

Em relação às expansões de área entre o norte dos Andes para o Escudo da Guiana, uma possível barreira chamada “Lago Pebas” ou “Mar Pebas” (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010) pode ter

impedido a dispersão de organismos terrestres entre os Andes e o leste da Amazônia e a região das Guianas. Pois, até o final do Oligoceno (mais ou menos 23 Ma., o sistema fluvial Paleo-Orinoco dominou a drenagem do noroeste da Amazônia e as terras das bacias andinas até o Lago Maracaibo na costa Caribe (Hoorn *et al.*, 2010). No início do Mioceno, as mudanças tectônicas na Bacia Amazônica junto com a elevação da Cordilheira Oriental nos Andes Centrais fez com que o oeste da Amazônia ficasse submerso pelo chamado Lago Pebas (>1 milhão de km²), do Mioceno Médio até o Mioceno Inferior, 17-11 Ma. (Hoorn *et al.*, 2010). Desde o Mioceno Inferior para frente (11-7 Ma.) houve um período de elevação rápida no norte dos Andes que afetou principalmente a cordilheira Oriental. Isto fez possivelmente emergir a margem ocidental do Escudo da Guiana, fechando a conexão Caribe do Paleo-Orinoco e mudando a drenagem da Bacia Amazônica para o leste, levando ao desaparecimento do Lago Pebas (Hoorn *et al.*, 2010) (Figura 26).

A barreira de dispersão e reestabelecimento de conexões de terra entre os Andes e as terras baixas da Amazônia e o Escudo da Guiana durante o Mioceno Médio é corroborado com o resultado das reconstruções biogeográficas nesse estudo. A partir da datação e a direção de expansão é possível observar que as espécies do grupo *petrocchiae* do gênero *Fannia* (*F. petrocchiae* e *F. euchaetophora*) (Figura 17, Clado C), distribuídas no Escudo da Guiana, na Amazônia, no sudeste da América do Sul e no Chaco, expandiram sua distribuição desde América Central até o escudo da Guiana após o fechamento do sistema de terras alagadas de Pebas, a partir do Mioceno Superior (8 Ma.).

A discussão da diversificação e biogeografia das linhagens de Fanniidae do componente noroeste, baseada na conjunção de dados paleogeológicos e de datação dos principais nós no cronograma, ilumina o conhecimento sobre os possíveis mecanismos que podem ter influenciado na diversificação do grupo. Segundo as evidências aqui apresentadas o principal mecanismo de diversificação de Fanniidae na área de estudo pode ter sido a elevação das cordilheiras no norte dos Andes e nos Andes Centrais. Segundo Antonelli & Sanmartín (2011), o soerguimento dos Andes pode ter incrementado a diversificação da fauna e da flora de várias formas: 1) incrementando a heterogeneidade do habitat no norte da América do Sul, o que favoreceu as radiações adaptativas nos novos habitats de montanha, 2) criando um corredor biótico para táxons pré-adaptados a condições de montanha que possibilitou a sua expansão de distribuição, 3) favorecendo a especiação alopátrica em táxons de montanha separados por vales e picos, 4) produzindo vicariância geográfica e conseqüentemente isolamento genético, entre populações de terras baixas, 5) atuando como “bomba de espécies” (*species pump*), na qual novas linhagens formadas nos Andes podem ter-se dispersado para outros biomas neotropicais e terem sofrido uma posterior radiação.

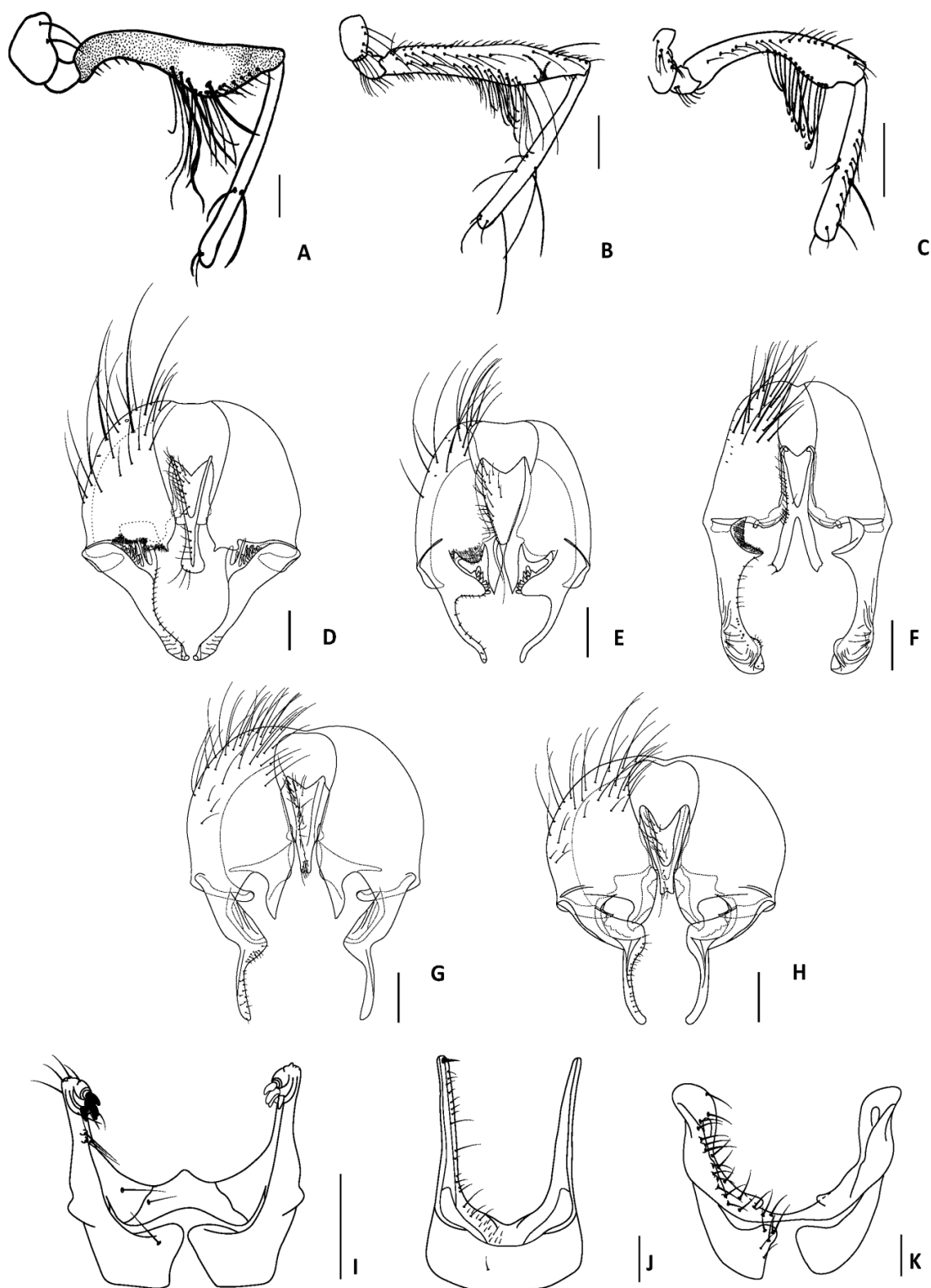


Figura 25. Modificações na perna posterior e terminália de espécies de Fanniidae que ocorrem na região Andina. A. *Fannia sutagao*; B. *Fannia chingaza*; C. *Fannia chibcha*; D. *Fannia iguaque*; E. *Fannia sumapaz*; F. *Fannia sutagao*; G. *Fannia pijao*; H. *Fannia quimbaya*; I. *Euryomma chitarera*; J. *Euryomma cornuatum*; K. *Euryomma uwa*.

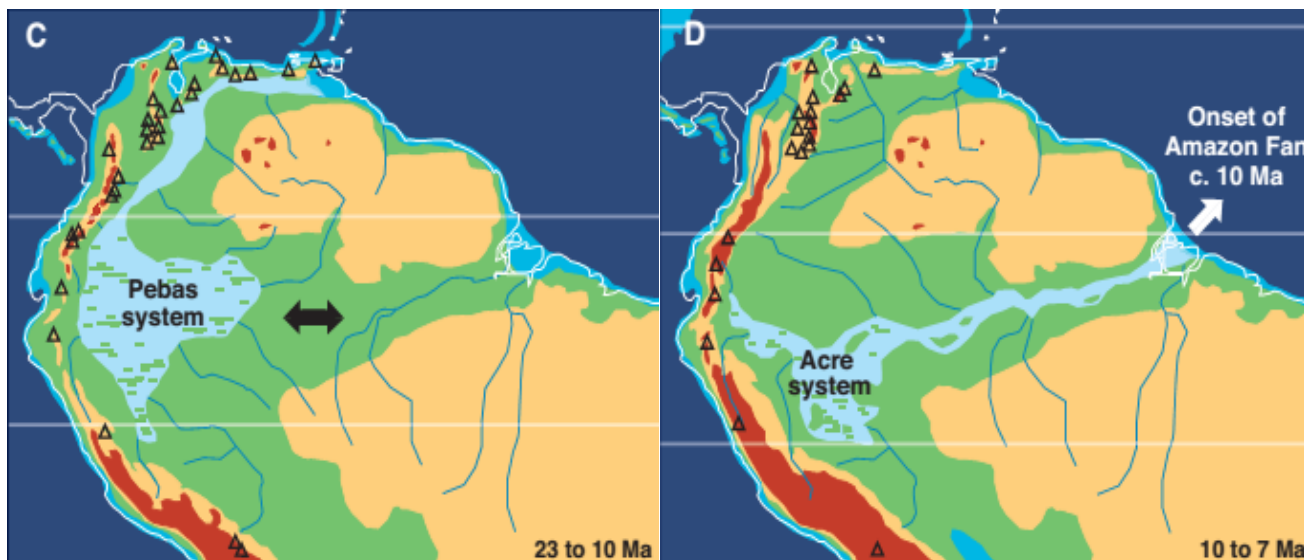


Figura 26. Mapas paleogeográficos mostrando do Sistema Pebas e a conformação da região norte da América do Sul. Retirado de Hoorn *et al.*, 2010.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente pesquisa foi realizada com o objetivo de compreender a história biogeográfica de Fanniidae que ocorre no componente noroeste da região Neotropical. Para alcançar este objetivo foram realizadas análises filogenéticas e biogeográficas usando abordagens bayesianas, datação molecular e reconstrução de eventos de vicariância – dispersão. Pode-se perceber que as abordagens utilizadas possibilitam o entendimento sobre a possível história de diversificação de Fanniidae na região Neotropical. Contudo, devido à falta de informação acerca de fósseis no grupo só é possível uma datação mais segura, a partir do conhecimento de grupos externos próximos. Uma maior análise molecular de Fanniidae, com a inclusão de mais espécies de outras regiões biogeográficas e de grupos próximos com informação de fósseis, ajudaria num melhor posicionamento da família no tempo. Os dados usados nesse estudo respondem questões específicas sobre a história biogeográfica das linhagens de Fanniidae nesta área e não representam a história biogeográfica da família como um todo.

7. CONCLUSÕES

A reconstrução da história biogeográfica das linhagens Neotropicais de Fanniidae, correspondentes ao componente noroeste, indica que a distribuição ancestral foi a América Central e o norte dos Andes. As espécies ancestrais de Fanniidae ocuparam o noroeste da América do Sul ao redor de 41–18 Ma. entre o Eoceno Médio e o Mioceno inferior. Ocorreram diversas expansões e eventos vicariantes que deram origem à diversificação de linhagens recentes em terras altas no norte dos Andes e dos Andes Centrais e em áreas

de terras baixas como o Chocó, a Amazônia, o Escudo da Guiana, o Chaco e o Sudeste da América do Sul. A diversificação dessas linhagens esteve mais influenciada por expansões de área que por eventos vicariantes. Essas expansões ocorreram principalmente no sentido norte – sul (norte dos Andes-Andes Centrais) e Oeste – este (norte dos Andes-este da América do Sul). Os eventos biogeográficos que deram origem a distribuição das linhagens de Fanniidae nesta área são corroborados com dados de eventos geológicos como a conexão GAARlandia, o modelo de formação do Istmo de Panamá, incursões marinhas (Norte e Oeste), a elevação das Cordilheiras Central e Oriental (norte dos Andes) e o fechamento do Istmo do Panamá.

8. REFERÊNCIAS

- Aguiar, A.J.C. & Melo, G.A.R. (2011) Revision and phylogeny of the bee genus *Paratetrapedia* Moure, with description of a new genus from the Andean Cordillera (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **162**, 351–442.
- Albuquerque, D. de O., Pamplona, D. & de Carvalho, C.J.B. (1981) Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.D., 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). *Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, **56**, 9–34.
- Ali, J.R. (2011) Colonizing the Caribbean: is the GAARlandia land–bridge hypothesis gaining a foothold?. *Journal of Biogeography*, **39**, 431–433.
- Almeida, E.A.B. & Morphy, C.D.S (2011) Lógica da Biogeografia de Vicariância. *Biogeografia da América do Sul. Padrões e Processos* (ed. por C.J.B de Carvalho e E.A.B Almeida), pp. 52–62. Editora Roca Ltda., São Paulo.
- Alonso, R., Crawford, A.J. & Bermingham, E. (2011) Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, **39**, 434–451.
- Amorim, D de S. (2009) Neotropical Diptera Diversity: Richness, patterns and perspectives. Chapter 3. *Diptera Diversity: Status, Challenges and Tools* (ed por T.Pape, D. Bickel & R. Meier), pp.71–97. Brill, Leiden.
- Amorim, D de S. (2012) Biogeografia da região Neotropical. *Insetos do Brasil Biodiversidade e Taxonomia* (ed por J.A. Rafael, G.A.R. Melo, C.J.B. de Carvalho, S.A. Casari & R. Constantino), pp. 112–132. Holos editora, São Paulo.

- Amorim, D. de S. & Pires, M.R.S. (1996) Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. *Biodiversity in Brazil, a first approach* (ed por C.E.M. Bicudo, & N.A. Menezes), pp. 183–219. CNPq, São Paulo.
- Antonelli, A. & Sanmartín, I. (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics?. *Taxon* **60**, 403–414.
- Antonelli, A., Johan, A.A., Nylander, C.P. & Sanmartín, I. (2009) Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **24**, 9749–9754.
- Bacon, C.D., Mora, A., Wagner W.L. & Jaramillo, C.A. (2013) Testing geological models of evolution of the Isthmus of Panama in a phylogenetic framework. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **171**, 287–300.
- Barbosa, R.R., Mello–Patiu, C.A., Rubens, P.D.M & Queiroz, M.M. (2009) New records of calyptrate dipterans (Fanniidae, Muscidae and Sarcophagidae) associated with the decomposition of domestic pigs in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **104**, 923–926.
- Bernasconi, M.V., Valsangiacomo, C., Piffaretti, J.C. & Ward, P.I. (2000) Phylogenetic relationships among Muscoidea (Diptera: Calypttratae) based on mitochondrial DNA sequences. *Insect Molecular Biology*, **9**, 67–74.
- Borrero, C., Pardo, A., Jaramillo, C.M., Osorio, J.A., Cardona, A., Flores, A., Echeverri, S., Rosero, S., García, J. & Castillo, H. (2012). Tectonostratigraphy of the Cenozoic Tumaco forearc basin (Colombian Pacific) and its relationship with the northern Andes orogenic build up. *Journal of South American Earth Sciences*, **39**, 75–92.
- Chillcott, J. (1961) A Revision of the Nearctic Species of Fanniinae (Diptera: Muscidae). *Canadian Entomologist*, **92**, 1–295.
- Couri, M.S. & Winagraski, E. (2005) New *Fannia* Robineau–Desvoidy from Amazonas, Brazil and new geographical record (Diptera, Fanniidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**, 645–647.
- Couri, M.S. (2004) Two new species of *Fannia* Robineau–Desvoidy (Diptera, Fanniidae). *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 767–770.
- Couri, M.S. (2005) An illustrated key to adult males of Neotropical *Fannia* Robineau–Desvoidy belonging to *pusio* sub–group (Diptera, Fanniidae). *Brazilian Journal of Biology*, **65**, 625–629.
- Cracraft, J. (1998) Deep–History Biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology*, **37**, 221–236.

- Cuervo, A.M., Pulgarín, P.C. & Calderón, D. (2008) New distributional bird data from the Cordillera Central of the colombian Andes, with implications for the biogeography of northwestern South America. *The Condor*, **110**, 526–537.
- de Carvalho, C.J.B. & Mello-Patiu, C.A. (2008) Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. *Revista Brasileira de Entomologia*, **52**, 390–406.
- de Carvalho, C.J.B., Pont A.C., Couri, M.S. & Pamplona, D. (2003) A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, **219**, 1–32.
- Domínguez, M.C. & Aballay, F. (2008) A new species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) collected on pig carrion in Mendoza, Argentina. *Annales Zoologici*, **58**, 819–824.
- Domínguez, M.C. & Roig-Juñent, S. (2008) A phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calyptratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. *Invertebrate Systematics*, **22**, 563–587.
- Domínguez, M.C. & Roig-Juñent, S.A. (2011) Historical biogeographic analysis of the family Fanniidae (Diptera: Calyptratae), with special reference to the austral species of the genus *Fannia* (Diptera: Fanniidae) using dispersal–vicariance analysis. *Revista Chilena de Historia Natural*, **84**, 65–82.
- Domínguez, M.C. (2007) Taxonomic revision of southern South America *Fannia* R.–D. *Papeís Avulsos de Zoologia*, **47**, 289–347.
- Donnelly, T.W. (1988) Geologic constraints on Caribbean Biogeography. *Zoogeography of Caribbean Insects* (ed por J.K. Liebherr), pp. 15–37. Comstock Publishing, Cornell University Press, Ithaca.
- Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 214.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J. & Rambaut, A. (2006) Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology*, **4**, e88.
- Dsouli, N., Delsuc, F., Michaux, J., De Stordeur, E., Couloux, A., Veuille, M. & Duvallet, G. (2011) Phylogenetic analyses of mitochondrial and nuclear data in haematophagous flies support the paraphyly of the genus *Stomoxys* (Diptera: Muscidae). *Infection, Genetics and Evolution*, **11**, 663–670.
- Farris, D.W., Jaramillo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S.A., Montes, C., Cardona, A., Mora, A., Speakman, R.J., Glascock, M.D. & Valencia, V. (2011) Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology*, **39**, 1007–1010.

- Gregory–Wodzicki, K.M. (2000) Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *GSA Bulletin*, **112**, 1091–1105.
- Grisales, D., Domínguez, M.C. & de Carvalho, C.J.B. (2012c) Revision of Central American species of *Euryomma* Stein (Diptera, Fanniidae), with description of two new species and updates of distributional records. *Revista Brasileira de Entomologia*, **56**, 451–457.
- Grisales, D., Wolff, M. & de Carvalho, C.J.B. (2012a) Neotropical Fanniidae (Insecta: Diptera): new species of *Euryomma* Stein from Colombia. *Journal of Natural History*, **46**, 803–829.
- Grisales, D., Wolff, M. & de Carvalho, C.J.B. (2012b) Neotropical Fanniidae (Insecta, Diptera): new species of *Fannia* from Colombia. *Zootaxa*, **3591**, 1–46.
- Hennig, W. (1965) Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **141**, 1–100.
- Holloway, B.A. (1985) Larvae of New Zealand Fanniidae (Diptera: Calyptrata). *New Zealand Journal of Zoology*, **11**, 239–257.
- Hoorn, C. (2003). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **105**, 267–309.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez–Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010) Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, **330**, 927–931.
- Iturralde–Vincent, M.A. & MacPhee, R.D.E. (1999) Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic Biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **238**, 1–95.
- Kodandaramaiah, U. (2010) Use of dispersal–vicariance analysis in biogeography – a critique. *Journal of Biogeography*, **37**, 3–11.
- Kutty, S.N., Pape, T., Pont, A., Wiegmann, B.M., Meier, R. (2008) The Muscoidea (Diptera: Calyptratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 639–652.
- Kutty, S.N., Pape, T., Wiegmann, B.M., Meier, R. (2010) Molecular phylogeny of the Calyptratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine’s fly. *Systematic Entomology*, **35**, 614–635.
- Liebherr, J.K. (1998) Zoogeography of Caribbean Insects. pp. 304. Cornell University Press, Ithaca.

- Löwenberg-Neto, P., de Carvalho, C.J.B. & Hawkins, B.A. (2011) Tropical niche conservatism as a historical narrative hypothesis for the Neotropics: a case study using the fly family Muscidae. *Journal of Biogeography*, 1–12.
- Löwenberg-Neto, P., Haseyama, K.L.F. & de Carvalho, C.J.B. (2012) Historical biogeography of the Fanniidae (Insecta, Diptera): A commentary on the age of the family. *Revista Chilena de Historia Natural*, **85**: 335–338.
- Lundberg, J.G., Marshall, L.G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M.C.S.L. & Wesselingh. (1998) The stage for Neotropical fish diversification: A history of tropical South American Rivers. *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (ed por L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, C.A.S. Lucena, e Z.M.S. Lucena), pp.13–48. Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS, Porto Alegre.
- Malloch, J.R. (1934) Muscidae. *Diptera of Patagonia and South Chile. Part 7, Fascicle 2*, pp. 171–346. British Museum (Natural History), London.
- Montes, C., Bayona, G.A., Cardona, A., Buchs, D.M., Silva, C.A., Morón, S.E., Hoyos, N., Ramírez, D.A., Jaramillo, C.A. & Valencia, V. (2012b) Arc–continent collision and orocline formation: closing of the Central American Seaway. *Journal of Geophysical Research*, **117**, B04105, doi:10.1029/2011JB008959.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S.E., Silva, C.A., Restrepo–Moreno. S., Ramírez, D.A., Hoyos, N., Farris, D., Bayona, G.A., Jaramillo, C.A., Valencia. V., Bryan, J. & Flores, J.A. (2012a) Evidence for middle Eocene and younger land emergence in Central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*, **124**, 780–799.
- Morrone, J. (2011). Island evolutionary biogeography: analysis of the weevils (Coleoptera: Curculionidae) of the Falkland Islands (Islas Malvinas). *Journal of Biogeography*, **38**, 2078–2090.
- Morrone, J.J. (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, **29**, 149– 152.
- Morrone, J.J. (2004) Panbiogeografía, componente bióticos y zonas de transição. *Revista Brasileira de Entomologia*, **48**, 149– 162.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**, 467–494.

- Nihei, S.S. & de Carvalho, C.J.B. (2007) Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): neotropical areas relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*, **32**, 477–501.
- Nylander, J.A., Olsson, U., Alström, P. & Sanmartín, I. (2008) Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal–vicariance analysis of the thrushes (Aves: *Turdus*). *Systematic biology*, **57**, 257–68.
- Pont, A. C. 1986. Family Fanniidae. *Catalogue of Palaearctic Diptera 11, Scatophagidae–Hypodermatidae* (ed por A. Soos e L. Papp), pp. 41–57. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Pont, A.C. & de Carvalho, C.J.B. (1997) Three species of Muscidae (Diptera) from Dominican amber. *Studia Dipterologica*, **4**, 173– 181.
- Pont, A.C. (1977) A revision of Australian Fanniidae (Diptera: Calyptrata). *Australian Journal of Zoology*, (Supplement), **51**, 1–60.
- Pont, A.C. (1977) A revision of Australian Fanninae (Diptera: Calyptrata). *Australian Journal of Zoology Supplement*, **51**, 1–60.
- Pont, A.C. (1980) Family Fanniidae. *Catalog of the Diptera of the Afrotropical Region* (ed por R.W. Crosskey), pp. 719–720. British Museum (Natural History), London.
- Pont, A.C. (1989) Family Fanniidae. *Catalog of the Diptera of Australasian and Oceanian regions* (ed por N.L. Evenhuis), p. 700–701. Bishop Museum Special Publication. Bishop Museum Press, Honolulu & E. J. Brill, Leinden.
- Quiroga, N.I. & Domínguez, M.C. (2010) A new species of the genus *Fannia* Robineau–Desvoidy (Diptera: Fanniidae) belonging to the *canicularis* species group, collected on pig carrion in the Yungas of the province of Jujuy, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **45**, 95–100.
- Riddle, B.R., Dawson, M.N., Hadly, E.A., Harfner, D.J., Hickerson, M.J., Mantooth, S.J. & Yoder, A.D. (2008) The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Progress in Physical Geography*, **32**, 173–202.
- Rozkošný, R., Gregor, F. & Pont, A.C. (1997) The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Bohemicae Brno*, **31**, 1–80.
- Sánchez–Osés, C. & Pérez–Hernández, R. (1998) Revisión histórica de las subdivisiones biogeográficas de la Región Neotropical, con especial énfasis en Suramérica. *Montalbán*, **31**, 169–210.
- Savage, J.M. (1982) The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance?. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **69**, 464–547.

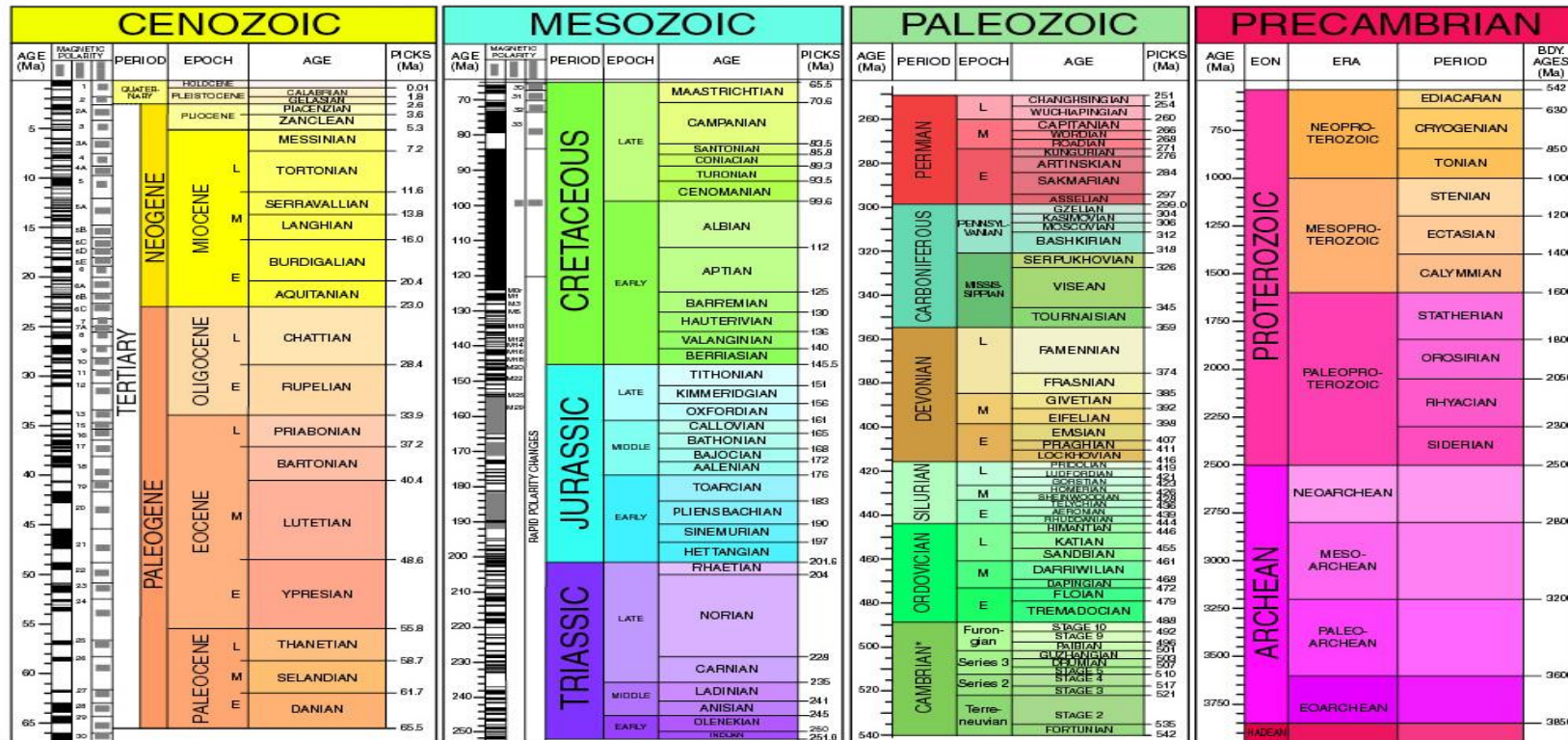
- Sedano, R.E. & Burns, K.J. (2010) Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, **37**, 325–343.
- Van der Hammen, T., Werner, J.H., and Van Dommelen, H. (1973). Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: A study of the Pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean biota. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **16**, 1–122.
- Walker, J.D., Geissman, J.W., Bowring, S.A. & Babcock, L.E. (2012) (Compiladores) GSA Geological Time Scale (V. 4.0) [WWW document]. URL <http://www.geosociety.org/science/timescale/> [acessado 13 de fevereiro de 2014].
- Wang, M.F, Zhang, D.& Cheng, X.L. (2010b) Taxonomic review of the posticata-group of *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae), with the description of two new species from China. *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, **46**, 481–485.
- Wang, M.–F., Zhang, D. & Ao, H. (2010) Phylogeny and biogeography of the genus *Piezura* Rondani (Diptera: Fanniidae). *Zootaxa*, **2412**, 53–62.
- Wang, M.–F., Zhang, D. & Ao, H. (2010a) Phylogeny and biogeography of the genus *Piezura* Rondani (Diptera: Fanniidae). *Zootaxa*, **2412**, 53–62.
- Webb, S.D. (2006) The Great American Biotic Interchange: Patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**, 245–257.
- Wendt, L.D. & de Carvalho, C.J.B. (2009) Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil–II: Novas espécies e chave de identificação de *Fannia* Robineau-Desvoidy. *Revista Brasileira de Entomologia*, **53**, 171–206.
- Wendt, L.D. (2010) New species and new records of *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera, Fanniidae) from the Brazilian Amazon Region. *Zootaxa*, **2575**, 38–48.
- Wiegmann, B.M., Trautwein, M.D., Winkler, I.S., Barr, N.B., Kim, J–W., Lambkin, C., Bertone, M.A., Cassel, B.K., Bayless, K.M., Heimberg, A.M., Wheeler, B.M., Peterson, K.J., Pape, T., Sinclair, B.J., Skevington, J.H., Blagoderov, V., Caravas, J., Kutty, S.N., Schmidt–Ott, U., Kampmeier, G.E., Thompson, F.C., Grimaldi, D.A., Beckenbach, A.T., Courtney, G.W., Friedrich, M., Meier, R., & Yeates, D.K. (2011) Episodic radiations in the fly tree of life. *PNAS Early Edition*, 1–6.
- Wiegmann, B.M., Yeates, D.K., Thorne, J.L. & Kishino, H. (2003) Time Flies, a New Molecular Time–Scale for Brachyceran Fly Evolution Without a Clock. *Systematic Biology*, **52**, 745–756.

- Woodburne, M.O. (2010) The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, **17**, 245–264.
- Yu, Y., Harris, A.J. & He, X. (2012a) A rough guide to RASP. [WWW document]. URL <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP> [acessado 13 de fevereiro de 2014].
- Yu, Y., Harris, A.J. & He, X.J. (2012b) RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) 2.1b. [WWW document]. URL <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP> [acessado 13 de fevereiro de 2014].
- Zwickl, D.J. (2006) *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion*. Ph. D. Thesis, The University of Texas, Austin.

Anexo

Anexo 3. Escala de tempo geológico da Geological Society of America (Walker *et al.*, 2012).

2009 GEOLOGIC TIME SCALE



*International ages have not been fully established. These are current names as reported by the International Commission on Stratigraphy.

Walker, J.D., and Geissman, J.W., compilers, 2009, Geologic Time Scale: Geological Society of America, doi: 10.1130/2009.CTS004R2C. ©2009 The Geological Society of America. Sources for nomenclature and ages are primarily from Gradstein, F., Ogg, J., Smith, A., et al., 2004, A Geologic Time Scale 2004: Cambridge University Press, 589 p. Modifications to the Triassic after: Furin, S., Preto, N., Rigo, M., Roghi, G., Gianola, P., Crowley, J.L., and Bowring, S.A., 2006, High-precision U-Pb zircon age from the Triassic of Italy: Implications for the Triassic time scale and the Carnian origin of calcareous nannoplankton and dinosaurs: *Geology*, v. 34, p. 1009-1012, doi: 10.1130/G22967A.1; and Kent, D.V., and Olsen, P.E., 2008, Early Jurassic magnetostratigraphy and paleolatitudes from the Hartford continental rift basin (eastern North America): Testing for polarity bias and abrupt polar wander in association with the central Atlantic magmatic province: *Journal of Geophysical Research*, v. 113, B06105, doi: 10.1029/2007JB005407.